



# Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique de l'écosystème côtier

Caroline Nerot

## ► To cite this version:

Caroline Nerot. Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique de l'écosystème côtier. Biodiversité et Ecologie. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2011. Français. NNT: . tel-00716957

**HAL Id: tel-00716957**

**<https://theses.hal.science/tel-00716957>**

Submitted on 11 Jul 2012

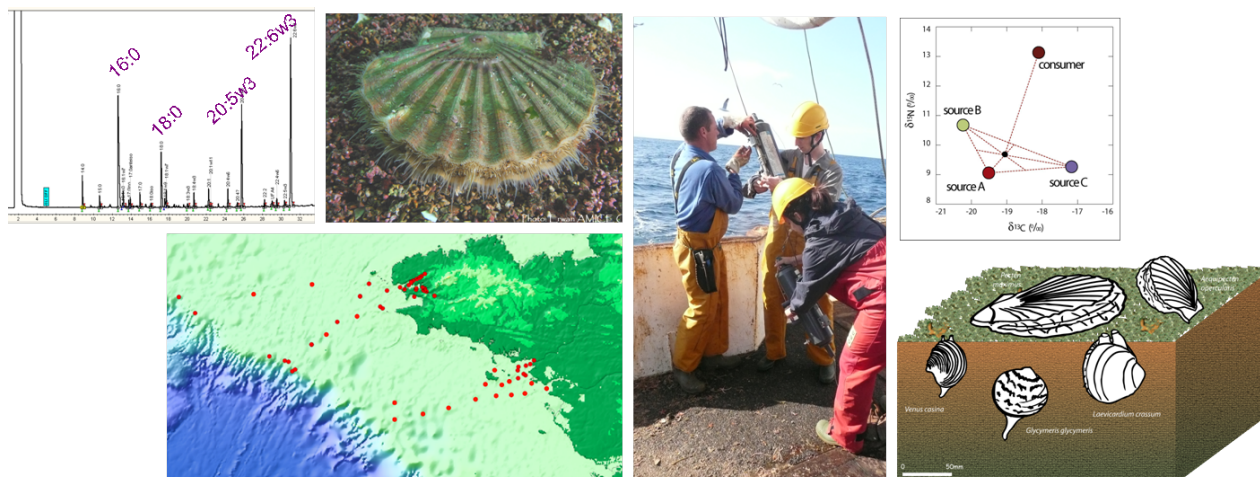
**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale  
Mention Biologie Marine  
préparée au Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR 6539  
Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM), Plouzané - France

# Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique de l'écosystème côtier



Caroline Nérot

Directeur de thèse : Yves-Marie Paulet  
Encadrants scientifiques : Jacques Grall, Anne Lorrain, Hervé Le Bris  
Collaborations scientifiques : Tarik Meziane, Nicolas Savoye, Edouard Kraffe

Présentée le **20 décembre 2011** devant un jury composé de :

Mireille Harmelin-Vivien	DR	DIMAR Marseille	rapportrice
Pierre Richard	DR	LIENSs La Rochelle	rapporteur
Marie-Elodie Perga	CR	IRD CARRTEL Thonon-Les-Bains	examinatrice
Monique Guillou	IR	LEMAR Brest	examinatrice
François Le Loc'h	IR	IRD EME Sète	examinateur
Yves-Marie Paulet	Pr	LEMAR Brest	directeur de thèse





université de bretagne  
occidentale



**THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE  
OCCIDENTALE**

*sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne*

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

*Mention : Biologie Marine*

présentée par

**Caroline Nérot**

Préparée au Laboratoire des Sciences de  
l'Environnement Marin, UMR 6539, IUEM.

# Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers

**Thèse soutenue le 20 décembre 2011**

devant le jury composé de :

**Mireille Harmelin-Viven**

Directrice de recherche, DIMAR, Marseille

rapporteur

**Pierre Richard**

Directeur de recherche, LIENSs, La Rochelle

rapporteur

**Marie-Elodie Perga**

Chargée de recherche, CARTEL, Thonon-les-Bains

examinatrice

**Monique Guillou**

Ingénieure de recherche, LEMAR, Brest

examinatrice

**François Le Loc'h**

Ingénieur de recherche, IRD, Sète

examineur

**Yves-Marie Paulet**

Professeur, LEMAR, Brest

directeur de thèse





---

## Remerciements

Toute ma reconnaissance va à Yves-Marie Paulet, Anne Lorrain et Jacques Grall pour m'avoir fait confiance au cours de ces trois années. Yves-Marie, merci d'avoir été disponible et d'avoir toujours exprimé un tel enthousiasme pour ce projet. Jacques, merci d'avoir été présent à ta façon, en laissant la porte ouverte à mes interrogations et mes divagations.

Un énorme merci à Hervé Le Bris, non seulement pour avoir pris part à ce projet, mais surtout pour ces nombreuses discussions (et longues, factures de téléphone à l'appui) et pour les moments de remotivation quand j'étais perdue ou au fond de ma banette.

Je remercie vivement Mireille Harmelin-Vivien et Pierre Richard pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse.

Merci également à Marie-Elodie Perga, Monique Guillou et François Le Loc'h d'avoir examiné mon travail et de m'avoir fait profiter de leur expertise lors de la soutenance.

Merci à Doudou Kraffe et Nicolas Savoye pour m'avoir soutenue, pour avoir répondu à toutes mes fameuses questions et pour m'avoir accueillie dans vos labos respectifs.

Je remercie énormément Tarik Méziane, qui m'a fait confiance dès le master, m'a envoyée sur deux continents, m'a appris à mettre mon excitation de la paillasse au service de l'écologie, à écrire des histoires publiables, et aussi que "la subtilité, c'est le maître mot dans la recherche des acides gras". Merci d'avoir sauvé une grosse partie de cette thèse en m'accueillant de nouveau au Muséum. J'ai hâte de revenir faire grincer le parquet du Muséum sous les roues du tabouret de labo.

Merci à Laurent Memery de m'avoir accueillie au Lemar et d'avoir supporté quelques moments de folie : les koalas t'en remercient...

Merci un nombre incalculable de fois à Jean-Marie Munaron pour son aide, son implication et son amitié. Je crois que sans toi, je serai encore en train de filtrer et de chercher des échantillons dans les congélos !

Je remercie ceux qui ont participé d'une façon ou d'une autre à ce projet : Louis Marié, Stanislas Dubois, Laurent Chauvaud, Philippe Soudant, Pascal Riera, Britany Graham et la Sinlab team, Gaël Guillou, Hélène Hégaret et Anne Donval. De chaleureux mercis vont également à Sophie Dubois, la prêtresse de l'isosource du lundi soir ; à Violette Marchais, qui n'écoute pas ce que je dis et qui a bien raison ; à Nolwenn Quillien, la pro du terrain et du sourire ; à Martine Perdiau,

---

pour son efficacité à bord et sa gentillesse.

Dans la vie, le plus important c'est de sourire au moins une fois par jour. Ce qui est possible quand on rencontre les bonnes personnes, et il y en a beaucoup au Lemar. Merci donc à tous ceux que j'ai croisé et qui, par leur gentillesse, leur disponibilité et un sourire, ont fait de ces trois années de bonnes années.

Merci particulier à Fred pour ses conseils très avisés (it's written !). Merci à Pascal d'avoir été un si bon public à nos spectacles de mi journées. Merci à Géraldine d'avoir accepté de se déguiser avec moi. Merci à Aude pour les goûters dans ton bureau et tes visites.

Geneu, qui tel un arc-en-ciel apporte joie, bonne humeur et magie au labo. Merci d'avoir pris soin de moi. Je penserai à toi tous les 18 septembre !

Tenir trois années n'aurait pas été possible sans tous ceux qui, de collègues, sont devenus copains et amis. Merci à ceux qui m'ont collé un sobriquet très élégant avant que j'arrive, mais qui ont assuré le jour J et les jours d'après : la dream team du premier bureau : Poul, Tata et Carlito.

Puis quand les manipes et les missions ont laissé la place à la rédaction, la dream team du deuxième bureau est entrée en jeu. Le bureau où il fait chaud (...) : Mélanie, Fanny, Charlotte, Anne-Cécile et Arnab. Un savant mélange d'ambiance studieuse et de grand n'importe quoi, sur fond de MC Hammer et autres chefs d'oeuvre musicaux des années 90.

Merci aussi à toute l'équipe des pauses cafés et d'en dehors : Yann, Flo, Jonah, Elo, Pierro, Manon, Ross, Mathgon, Minou, Nath, Oliv', Marie, CzamCzam, Joëlle.

Je remercie aussi Matth, à qui je dois beaucoup pour ce manuscrit et pour le quotidien.

Des mercis très particuliers à Céline, Fanny, Mélanie et Manon, pour beaucoup, tout et encore plus.

Enfin, je remercie mes parents, qui me soutiennent toujours, quoique je fasse et où que j'aille... et ce n'est pas fini !

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>V</b>
<b>1 Présentation bibliographique des méthodes et matériels utilisés</b>	<b>1</b>
1.1 Les bivalves filtreurs . . . . .	4
1.2 Les marqueurs trophiques . . . . .	8
1.3 Les zones d'étude . . . . .	14
<b>2 Variations des signatures isotopiques des bivalves filtreurs sur l'étendue bathymétrique du plateau continental</b>	<b>21</b>
Préambule . . . . .	24
2.1 Abstract . . . . .	25
2.2 Introduction . . . . .	26
2.3 Materials and methods . . . . .	27
2.4 Results . . . . .	29
2.5 Discussion . . . . .	34
2.6 Conclusion . . . . .	37
2.7 Acknowledgements . . . . .	37
<b>3 Variations spatiales des compositions en acides gras de la coquille Saint-Jacques sur le plateau continental du Golfe de Gascogne</b>	<b>39</b>
Préambule . . . . .	43
3.1 Abstract . . . . .	43
3.2 Introduction . . . . .	45
3.3 Materials and methods . . . . .	46
3.4 Results . . . . .	48
3.5 Discussion . . . . .	54
3.6 Conclusion . . . . .	58
<b>4 Tendances côte-large des signatures isotopiques des consommateurs primaires, influence de la bathymétrie et des apports fluviaux</b>	<b>59</b>
Préambule . . . . .	63
4.1 Abstract . . . . .	63
4.2 Introduction . . . . .	64
4.3 Materials and methods . . . . .	66
4.4 Results . . . . .	69
4.5 Discussion . . . . .	77
4.6 Conclusion . . . . .	82

<b>5 Conclusions et Perspectives</b>	<b>85</b>
5.1 Les bivalves filtreurs, composante du fonctionnement trophique de l'écosystème benthique du plateau continental nord-Gascogne . . .	89
5.2 Limites des outils biomarqueurs et bivalves marins . . . . .	99
5.3 Perspectives . . . . .	105
<b>Bibliographie</b>	<b>111</b>
<b>Nouveau Chapitre de Thèse</b>	<b>135</b>

# Introduction





## Introduction

Depuis la fin des années quatre-vingt et les premières observations de perturbations globales telles que des efflorescences de microalgues à très large échelle dans les eaux côtières du nord de l'Europe, l'intérêt porté par les scientifiques et les instances dirigeantes sur les écosystèmes côtiers a fortement augmenté. La mise en place d'une coopération internationale pour étudier ces systèmes a révélé le besoin de connaissances fiables sur la circulation océanique côtière, sur les apports et la dispersion des contaminants, sur les conditions écologiques et surtout, sur les effets des activités humaines connues pour favoriser la productivité des systèmes estuariens (Kennish, 1992; Baeta *et al.*, 2009). Toutefois, il est devenu évident que la variabilité naturelle des systèmes côtiers et leurs caractéristiques biologiques et physico-chimiques pourraient entraver l'étude des changements attribués aux activités anthropiques (Cloern, 2001). La détermination des interactions entre différents compartiments biogéochimiques et des processus naturels régissant les écosystèmes côtiers s'est ainsi avérée nécessaire dans une optique de modélisation pour les prises de décisions liées à la gestion de ces systèmes.

Parmi les processus influencés par l'augmentation des apports continentaux, les voies d'intégration et de transfert de la matière organique dans le réseau trophique des écosystèmes côtiers apparaissent des plus sensibles. Toutefois, la forte variabilité spatio-temporelle des sources de matière organique dissoute et particulaire tend à complexifier l'étude du fonctionnement trophique dans les eaux côtières. L'appréhension de cette variabilité est essentielle à la compréhension de la dynamique de l'écosystème, et elle est, à ce titre, intégrée dans les réseaux d'observation tels que SOMLIT en France ou le CPR Survey en Atlantique nord. D'autre part, une mesure intégrée dans le temps de la disponibilité des sources trophiques s'avère nécessaire pour mieux déterminer la réalité du transfert et de l'incorporation de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques côtiers.

Dans ce contexte, les recherches récentes en écologie marine ont mis en évidence le rôle majeur que peuvent tenir les organismes benthiques dans les écosystèmes côtiers, non seulement en tant que régulateurs des flux de nutriments dans le couplage benthos – pelagos (Grall et Chauvaud, 2002) mais aussi comme témoins des variations environnementales et des perturbations anthropiques. En effet, les organismes benthiques, et notamment les suspensivores sessiles, filtrent de grands volumes d'eau d'où ils retiennent la matière organique. L'assimilation de cette matière organique s'accompagne d'une accumulation des éléments qui la composent dans les tissus des consommateurs (Dame, 1996). Ces caractéristiques peuvent être exploitées dans le cadre de la surveillance de l'état de santé écologique des écosystèmes côtiers à travers la mesure des contaminants chimiques dans les tissus des bivalves (revue dans Dame, 1996). Des analyses d'éléments chimiques dans les coquilles de bivalves comme la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* permettent

également de retracer les variations intra- et inter-annuelles de la température de l'eau ou les carences en éléments nutritifs dans le milieu (Chauvaud *et al.*, 1998; Lorrain *et al.*, 2000).

L'utilisation des suspensivores benthiques comme traceurs des conditions environnementales s'est particulièrement développée avec les avancées technologiques permettant de mesurer les éléments chimiques présents dans la matière organique. La détermination de l'origine du matériel ingéré par les suspensivores et incorporé dans leurs tissus fait appel à l'analyse et l'identification de molécules provenant de ces sources et dont l'utilisation métabolique par les consommateurs est connue. Ces molécules sont appelées biomarqueurs. En écologie trophique, les isotopes stables et les acides gras sont les deux biomarqueurs les plus répandus et apparaissent comme des outils pertinents dans de nombreux écosystèmes, tant à des latitudes différentes (polaires : Iken *et al.*, 2010 ; tropicales : Meziane et Tsuchiya, 2000 ; tempérées : Canuel *et al.*, 1995) qu'à différentes profondeurs (littoral rocheux : Schaal *et al.*, 2009 ; récif corallien : Fry *et al.*, 1982 ; pente du plateau : Le Loc'h *et al.*, 2008 ; fjord : Mayr *et al.*, 2011 ; hydrothermal : Colaco *et al.*, 2009). L'utilisation de biomarqueurs a également permis de révéler des sources alimentaires jusque-là méconnues ou impossibles à mesurer. Par exemple, alors que l'alimentation des bivalves était considérée comme strictement portée sur le phytoplancton, et que les fermes aquacoles travaillent à la détermination du meilleur mélange d'espèces phytoplanctoniques, l'analyse des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) dans les tissus de *Crassostrea gigas* en milieu intertidal a révélé la contribution importante du microphytobenthos des vasières dans l'alimentation de cette espèce (Riera et Richard, 1996). Les isotopes stables ont ensuite permis de mettre en évidence le rôle du microphytobenthos en milieu subtidal et l'influence de la position des suspensivores dans le substrat sur les contributions relatives des microalgues planctoniques et benthiques (Grall *et al.*, 2006; Fanelli *et al.*, 2011).

Ainsi, dans le cadre de l'étude du fonctionnement trophique dans les eaux côtières, l'analyse des biomarqueurs dans les suspensivores benthiques est bien développée. Elle a permis l'identification de nombreuses sources de matière organique disponibles dans les réseaux trophiques benthiques, telles que la production primaire locale du phytoplancton ou du microphytobenthos, les apports terrestres par les fleuves ou la production par les macrophytes tels que les herbiers, les lits de macroalgues, les mangroves et les marais salants (e.g. Bouillon et Boschker, 2006). A l'heure actuelle, la détermination des contributions relatives des sources est bien documentée mais concerne majoritairement les zones estuariennes et littorales (e.g. Canuel *et al.*, 1995; Riera *et al.*, 1999; Meziane et Tsuchiya, 2000; Fry, 2002; Naudon et Himmelman, 2006; Schaal *et al.*, 2008). Les études explorant les variations spatiales des contributions des sources trophiques à grande échelle sont moins nombreuses (Hill et McQuaid, 2008; Antonio *et al.*, 2010; Iken *et al.*, 2010; Mayr *et al.*, 2011) alors que des mesures de paramètres abiotiques tels que les concentrations

en nutriments (Guillaud *et al.*, 2008) et la salinité (Puillat *et al.*, 2004) ont montré que l’emprise spatiale des apports continentaux s’étend sur l’ensemble du plateau continental. Ainsi, la question des variations spatiales de la nature des sources trophiques et de l’influence des apports terrestres sur le fonctionnement trophique des écosystèmes marins côtiers n’est pas résolue.

Dans ce contexte, l’objectif général de cette étude est d’appréhender le fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers à large échelle spatiale. Plus précisément, il s’agira d’une part de déterminer les variations spatiales de l’origine pélagique ou benthique de la matière organique incorporée par le réseau trophique benthique. D’autre part, il s’agira d’évaluer l’emprise spatiale de l’influence des apports continentaux sur le réseau trophique benthique du plateau continental. Les outils mis en place pour répondre à ces problématiques font l’originalité de cette étude :

- ★ L’emprise spatiale de notre étude traverse le plateau continental sur un gradient bathymétrique, depuis la limite des espaces intertidaux recevant des eaux estuariennes régulièrement dessalées, jusqu’aux accores du plateau continental où les masses d’eau sont strictement marines.
- ★ Nous utiliserons cinq espèces de bivalves filtreurs choisis de manière à couvrir la zone d’étude et à balayer les différents accès possibles à la nourriture (espèces épigées ou endogées).
- ★ Nous appliquerons une approche combinant des mesures d’isotopes stables et d’acides gras mesurés dans les tissus des bivalves.
- ★ Enfin, l’approche comparative de deux sites régionaux fortement contrastés à la fois par leurs caractères naturels et par les pressions humaines qu’ils subissent permettra d’intégrer à cette étude l’impact des attributs des écosystèmes sur la structuration spatiale des processus et sur les relations entre les compartiments qui les constituent.

Ce manuscrit est divisé en cinq parties. Le premier chapitre est consacré à une étude bibliographique du matériel biologique étudié (bivalves filtreurs), des biomarqueurs utilisés (isotopes stables et acides gras) et des deux sites d’études. Les résultats obtenus sont ensuite exposés sous la forme de trois publications en cours de révision ou en préparation et qui constituent autant de chapitres. Enfin, une conclusion générale sur ce travail et les perspectives qui en découlent sont proposées dans la dernière partie.



# Chapitre 1

## Présentation bibliographique des méthodes et matériels utilisés





## Sommaire

---

<b>1.1</b>	<b>Les bivalves filtreurs . . . . .</b>	<b>4</b>
<b>1.2</b>	<b>Les marqueurs trophiques . . . . .</b>	<b>8</b>
1.2.1	Généralités . . . . .	8
1.2.2	Les isotopes stables . . . . .	9
1.2.3	Les acides gras . . . . .	10
<b>1.3</b>	<b>Les zones d'étude . . . . .</b>	<b>14</b>
1.3.1	Généralités sur le Golfe de Gascogne . . . . .	14
1.3.2	Caractéristiques des transects . . . . .	16

---

## 1.1 Les bivalves filtreurs

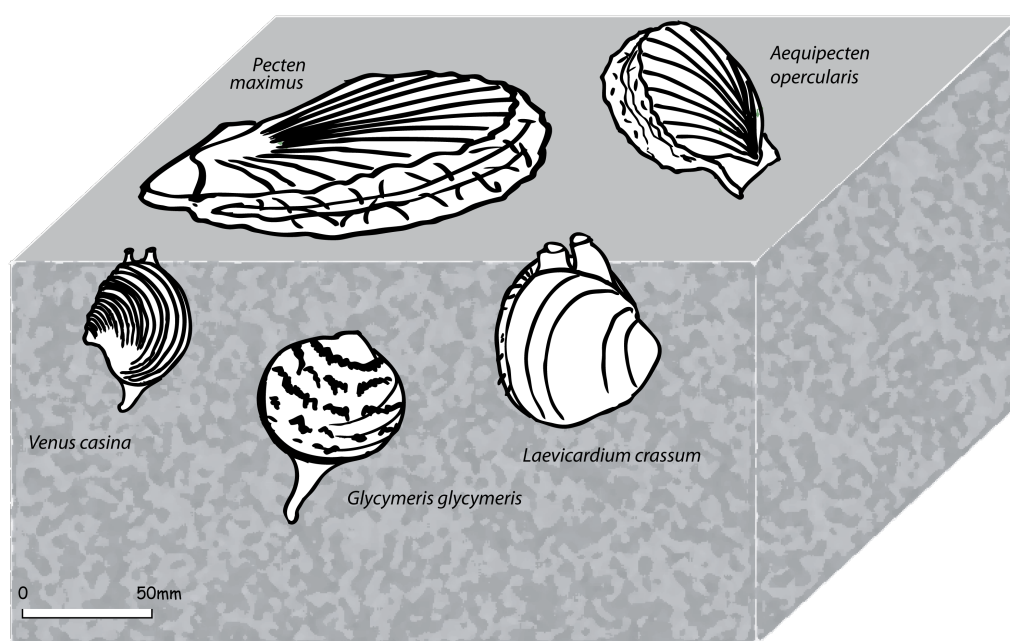
De par leur abondance, leur capacité de filtration (Jorgensen, 1990) et leur intérêt commercial, les bivalves forment le groupe le plus étudié parmi les suspensivores benthiques (Gili et Coma, 1998). Ils sont depuis longtemps utilisés comme enregistreurs et indicateurs à court ou long terme des conditions environnementales dans les eaux douces et côtières (Miller *et al.*, 1966; Burns et Smith, 1981), notamment grâce aux propriétés écologiques et physiologiques suivantes rapportées par Dame (1996) :

- Leur abondance et leur large distribution géographique permettent des études à large emprise spatiale ;
- Leur sédentarité permet de les utiliser comme intégrateurs des perturbations naturelles ou anthropiques (contamination) d’une zone d’étude ;
- Ils peuvent être relativement tolérants, mais pas insensibles, à une large gamme de conditions environnementales ;
- Ils filtrent de grands volumes d’eau, ce qui concentre les éléments chimiques dans les tissus, et permet de mesurer des concentrations beaucoup plus élevées que dans l’eau ;
- Leur activité enzymatique de métabolisation est faible, ce qui est primordial dans le suivi du cheminement des composés provenant de l’environnement ;
- Enfin, les bivalves ont des comportements et des réponses physiologiques aux stress qui peuvent être facilement et rapidement mesurés.

Ainsi, grâce à ces caractéristiques, les bivalves intègrent dans leurs tissus la composition de la matière organique présente dans l’environnement, ce qui permet d’obtenir une estimation de la disponibilité de cette matière dans l’environnement étudié sur des périodes à durée variable, selon le temps de renouvellement du tissu analysé.

Dans les environnements côtiers, il est établi que plusieurs espèces de bivalves n’ont pas la même alimentation malgré des sources potentielles similaires (e.g. Bacon *et al.*, 1998). La composition des particules en suspension dans l’environnement benthique est dominée par du matériel minéral de taille variable, mélangé à une grande variété de matière organique, provenant du plancton, des microalgues benthiques, des fèces, des détritiques, et des communautés bactériennes (Newell et Field, 1983). Les processus de tri et de rejet de ces particules chez les bivalves font l’objet de nombreuses études depuis plus de 30 ans et sont encore d’actualité. Aussi bien la taille des particules que la qualité de la matière organique (Shumway *et al.*, 1997; Ward et Shumway, 2004; Hégaret *et al.*, 2007) sont prises en compte dans le choix des particules ingérées et ce à travers des traits fonctionnels propres à chaque espèce, comme la taille des branchies et des palpes labiaux (Compton *et al.*, 2008). Ainsi, un même pool hétérogène de matière organique assimilable peut être ingéré dans des proportions différentes par plusieurs espèces.

De plus, en utilisant les isotopes stables du carbone et de l'azote, de nombreux travaux ont montré que les suspensivores benthiques n'ont pas seulement accès aux microalgues planctoniques mais également aux microalgues benthiques (Riera et Richard, 1996; Middelburg *et al.*, 2000), et que les contributions respectives de ces sources dépendent de la position des suspensivores dans le substrat (Grall *et al.*, 2006; Fanelli *et al.*, 2011). Au sein même du groupe des bivalves, on trouve des espèces endogées et épigées, ce qui suggère des accès différents aux sources disponibles (Fig. 1.1). L'utilisation et la comparaison de plusieurs espèces devraient permettre de prendre en compte dans notre étude toutes les sources potentielles. A l'instar de Grall *et al.* (2006) et de Fanelli *et al.* (2011), nous avons utilisé cinq espèces de bivalves (Fig. 1.2) dont les répartitions bathymétriques sont similaires et dont les comportements physiologiques et alimentaires sont relativement connus, car certaines sont des espèces à intérêt commercial sur les côtes européennes.



**Fig. 1.1** – Représentation de la position dans le substrat des cinq espèces de bivalves étudiées. *P. maximus* et *A. opercularis* sont épigées, les trois autres sont endogées mais les siphons de *V. casina* et *L. crassum* affleurent à la surface alors que *G. glycymeris* est complètement enfouie dans le sédiment.

### La coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*

La coquille Saint-Jacques (Linnaeus, 1758) fait partie de la famille des Pectinidés et sa taille peut atteindre 150 mm (Minchin, 1978). Sa répartition géographique



**Fig. 1.2** – Photographies des cinq bivalves utilisés. Voir dans le texte pour les tailles respectives.

sur les côtes est de l'Atlantique s'étend de la Norvège au Portugal, ainsi qu'en Méditerranée. Abondamment présente en rade de Brest et en Baie de Saint-Brieuc, dans les parties les plus marines, elle se raréfie à l'approche des zones estuariennes caractérisées par des dessalures significatives. On la trouve en patchs irréguliers du littoral au talus continental, jusqu'à 200 m de fond. *P. maximus* vit sur des fonds de types graviers fins, maërl ou débris coquilliers. C'est une espèce épigée dont la valve supérieure (gauche) est au niveau de l'interface eau-sédiment (Brand *et al.*, 2006), se déplace rarement, surtout en cas de stress soudain par claquement des valves et rejet d'eau (hydropropulsion). La coquille Saint-Jacques est une espèce d'intérêt commercial et la plus prestigieuse parmi les autres pétoncles de la même famille.

La physiologie de *P. maximus* a largement été étudiée dans le cadre de son exploitation et de sa culture en milieu contrôlé (Utting et Millican, 1998; Saout *et al.*, 1999). En parallèle de l'intérêt porté à cette espèce par les chercheurs en aquaculture, les écologistes se sont intéressés à la coquille Saint-Jacques comme modèle biologique pour comprendre comment les bivalves pourraient intégrer des informations environnementales (Chauvaud *et al.*, 1998, 2001, 2010; Lorrain *et al.*, 2002; Grahl-Nielsen *et al.*, 2010).

### **Le pétoncle blanc *Aequipecten opercularis***

*A. opercularis* (L. 1758) fait également partie de la famille des Pectinidés et mesure jusqu'à 90 mm à sa taille adulte. Comme la Saint-Jacques, on le trouve à des profondeurs comprises entre quelques mètres et 200 m. Ce pétoncle est très répandu en Méditerranée et le long des côtes de l'Europe, en particulier dans le nord est de l'Atlantique, autour des îles anglo-saxonnes (Brand, 1991; Ansell *et al.*, 1991). *A. opercularis* se trouve sur des substrats meubles tels que des sables ou des graviers. C'est une espèce épigée capable de se fixer grâce à un byssus jusqu'à ce qu'elle atteigne 60 mm (revue dans Carter, 2009). Tout comme *P. maximus*, le pétoncle blanc peut nager rapidement par hydropropulsion (Chapman *et al.*, 1979). *A. opercularis* est une espèce d'intérêt commercial, notamment en Angleterre et en Irlande où il est pêché activement (Vause *et al.*, 2007). Le pétoncle blanc fait également l'objet de recherches écologiques dans le cadre de son exploitation en Mer Celtique et au nord de l'Espagne (e.g. Vause *et al.*, 2007; Cano *et al.*, 2006). De part sa répartition géographique, il a également été largement utilisé comme outil intégrateur de la variabilité des sources trophiques à large échelle spatiale autour de l'Angleterre (Jennings et Warr, 2003; Barnes *et al.*, 2009).

### **L'amande de mer *Glycymeris glycymeris***

*Aequipecten opercularis* (L. 1758) est un bivalve de la famille des Glycymeridés qui mesure environ 50 mm et peut atteindre 80 mm. L'amande de mer se trouve de la Norvège à la côte marocaine, dans la zone sublittorale à des profondeurs atteignant environ 100 m. *G. glycymeris* est une espèce endogée, qui s'enfouit de quelques centimètres dans les sédiments sablo-vaseux et de débris coquilliers grâce



à son pied (Ansell et Trueman, 1967). C'est également une espèce pêchée dans le nord de l'Europe, particulièrement en Manche. Une caractéristique remarquable de *G. glycymeris* est qu'elle peut vivre plus de 25 ans, et que certains individus ont été âgés de 70 à 100 ans (voir dans Savina et Pouvreau, 2004).

### **La praire du large *Venus casina* (dans le transect nord)**

*V. casina* fait partie des Veneridés, une famille qui regroupe un grand nombre d'espèces de praires ou de palourdes. Cette praire est plus petite que les espèces précédentes étant donné qu'elle mesure de 30 à 50 mm mais elle dépasse le pédoncle blanc en terme de biomasse individuelle. On trouve cette espèce sur les côtes européennes, depuis l'infralittoral jusqu'au bord du plateau continental. *V. casina* vit légèrement enfouie sous la surface du substrat, avec la partie postérieure de la coquille parfois exposée (Ansell, 1962) et elle accède à la nourriture grâce à deux courts siphons. D'un point de vue commercial, elle est exploitée localement mais moins que la praire commune *Venus verrucosa* qui est plus côtière donc plus facile d'accès.

### **La bucarde lisse *Laevicardium crassum* (dans le transect sud)**

*L. crassum* (Gmelin, 1791) est une espèce de la famille des Cardiidés. Sa longueur peut atteindre 75 mm. La bucarde est présente en Atlantique, de la Norvège aux côtes du Sénégal et également en Méditerranée. Elle vit enfouie sur des substrats meubles comme des sables, des sables vaseux ou des graviers, de l'infralittoral jusqu'à 200 m de profondeur. C'est une espèce endogée, mais enfouie peu profondément dans le sédiment, avec la coquille qui peut être apparente. D'un point de vue halieutique, la bucarde est comestible mais peu exploitée.

## **1.2 Les marqueurs trophiques**

### **1.2.1 Généralités**

Le marqueur trophique parfait est un composé dont l'origine est unique et peut être facilement identifiée (Dalsgaard *et al.*, 2003). Il est inerte et non toxique et n'est pas transformé par les processus métaboliques d'intégration et d'assimilation puisque métaboliquement stable. Il serait donc transféré d'un niveau trophique au niveau supérieur de façon qualitative et quantitative. Toutefois, les marqueurs parfaits sont rares si ce n'est inexistant, et nous devons nous contenter de composés moins idéaux, tels que les isotopes stables et les acides gras, dont les modes de transfert et de dégradation sont connus et/ou quantifiables. Dans un environnement où les sources sont multiples, l'identification et la quantification de ces composés dans un organisme consommateur permet alors de déterminer l'origine de la matière organique assimilée, et éventuellement de quantifier les contributions respectives de chaque source (Peterson et Fry, 1987).

### 1.2.2 Les isotopes stables

La méthode du traçage isotopique repose sur les mesures d'abondance naturelle des isotopes stables de certains éléments chimiques dont les plus utilisés en écologie trophique sont le carbone ( $^{13}\text{C}$ ) et l'azote ( $^{15}\text{N}$ ). Les isotopes sont des atomes d'un même élément chimique avec des nombres de protons différents. Dans le milieu naturel, l'isotope léger est en proportion majoritaire ( $^{12}\text{C}$ ,  $^{14}\text{N}$ ) et les isotopes lourds sont trouvés à l'état de traces ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ). On distingue également les isotopes radioactifs qui ont la caractéristique de se dégrader au cours du temps et les isotopes stables, dont la masse atomique est plus faible, et qui persistent sous la même forme.

Le rapport entre isotopes stables (rapport ou composition isotopique) s'exprime en unité  $\delta$  (‰) qui compare le rapport isotope lourd / isotope léger à un rapport fixé par un standard international. Pour le carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), la composition isotopique du standard est celle de la Pee Dee Belemnite (roche fossile) et pour l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ), la référence est celle de l'azote atmosphérique.

$$\delta^{13}\text{C} = \left[ \frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{échantillon}}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{référence}}} - 1 \right] \times 10^3$$

$$\delta^{15}\text{N} = \left[ \frac{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{échantillon}}}{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{référence}}} - 1 \right] \times 10^3$$

En écologie trophique, les isotopes stables sont considérés comme des biomarqueurs efficaces car ils présentent des caractéristiques importantes :

- La composition isotopique des producteurs primaires dépend des sources de carbone et d'azote et des voies métaboliques utilisées lors de l'assimilation de ces éléments. Il en résulte que les grandes catégories de producteurs primaires possèdent des signatures isotopiques distinctes.
- L'intégration de la matière organique des producteurs primaires par les processus de dégradation et de transfert n'entraîne que très peu de variation de la composition isotopique. A chaque réaction physique, chimique ou biologique, l'isotope léger ( $^{12}\text{C}$ ,  $^{14}\text{N}$ ) est préférentiellement utilisé par le métabolisme et la matière organique s'enrichit en isotope lourd ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ). Cet enrichissement crée une différence de composition isotopique entre une source et son consommateur appelée fractionnement isotopique.
- Le carbone et l'azote ont généralement des applications différentes : l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  permet d'identifier les sources consommées alors que l'enrichissement en  $^{15}\text{N}$  correspond à l'augmentation du niveau trophique.

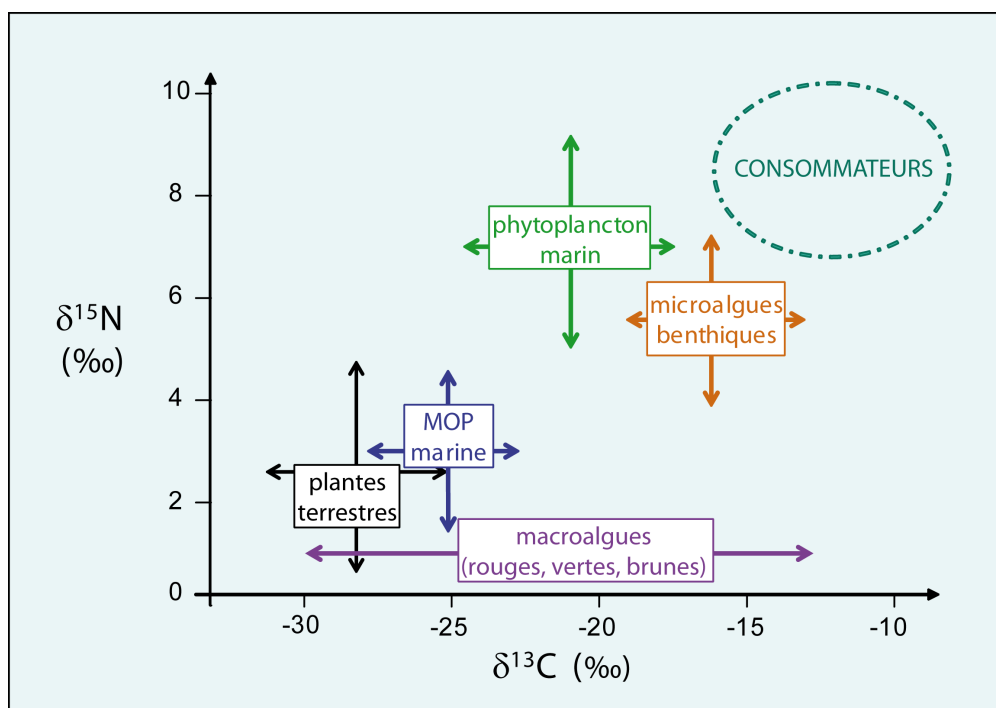
Ainsi, l'utilisation couplée des isotopes stables du carbone et de l'azote permet de comparer les signatures isotopiques des sources potentielles et des consommateurs (Fig. 1.3) afin de déterminer par une approche qualitative et quantitative les processus trophiques dans de nombreux systèmes (e.g. [Dubois \*et al.\*, 2007b](#); [Wilson \*et al.\*, 2009](#); [Bode \*et al.\*, 2011](#)).

Le traçage isotopique révèle cependant certaines limites dans son application à l'étude des relations trophiques. Dans un premier temps, si la détermination du fractionnement isotopique entre une source et son consommateur apparaît comme primordiale (DeNiro et Epstein, 1978, 1981; Minagawa et Wada, 1984; Fry, 1988; Post, 2002), il s'avère que le degré de fractionnement varie en fonction de plusieurs facteurs (groupes taxonomiques, sources, physiologie...) et est soumis à débat encore aujourd'hui (e.g. Dubois *et al.*, 2007a; Martinez del Rio *et al.*, 2009). Il a également été montré que les méthodes de traitement et d'analyse des échantillons peuvent entraîner des biais dans les facteurs de fractionnement (McCutchan *et al.*, 2003). Toutefois, de plus en plus d'expérimentations en milieu contrôlé et de mesures sur des espèces ciblées (Paulet *et al.*, 2006; Dubois *et al.*, 2007a; Leal *et al.*, 2008; Deudero *et al.*, 2009; Emmery *et al.*, 2011) permettent d'utiliser des fractionnements adéquats. Dans un second temps, l'identification des sources et la quantification de leurs contributions au travers de la composition isotopique d'un consommateur se font de plus en plus en utilisant des modèles de mélange d'isotopes stables tels qu'IsoSource (Phillips et Gregg, 2003) ou *siaR* (Parnell et Jackson, 2011 <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/siar.pdf>). Ces modèles impliquent *a fortiori* de connaître toutes les sources de matière organique disponibles pour ce consommateur. Or, l'échantillonnage de toutes les sources est parfois restreint par les possibilités techniques, comme pour le prélèvement de microalgues benthiques en milieu subtidal (Yokoyama et Ishihi, 2003).

Malgré ces limites, le traçage isotopique naturel s'est révélé un outil majeur dans l'appréhension du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers et continue d'être utilisé et développé, notamment en parallèle à la modélisation des processus physiologiques comme le Dynamic Energy Budget proposé par Kooijman (2010) (e.g. Emmery *et al.*, 2011) ou en association avec d'autres marqueurs trophiques comme les métaux traces (Chouvelon *et al.*, 2011) ou les acides gras (e.g. Kharlamenko *et al.*, 2008; Nérot *et al.*, 2009; Guest *et al.*, 2010).

### 1.2.3 Les acides gras

Les acides gras font partie de la classe des molécules lipidiques, c'est-à-dire des substances peu ou pas solubles dans l'eau mais solubles dans des solvants polaires. On distingue, selon leur polarité, les lipides neutres (acides gras estérifiés avec du glycérol, des stérols, des alcools gras, acides gras libres, stérols) et les lipides polaires (glycolipides, lipoprotéines, phospholipides composés d'un ou deux acides gras et de glycérol ou acide phosphorique). Alors que les lipides neutres constituent des réserves énergétiques en stockant l'énergie issue de la photosynthèse ou apportée par la nourriture, les lipides polaires ont un rôle structural et fonctionnel puisqu'ils sont les constituants principaux des membranes cellulaires. Selon le questionnement scientifique et les organismes étudiés (poissons, bivalves, mammifères...), il peut s'avérer nécessaire d'analyser séparément les acides gras



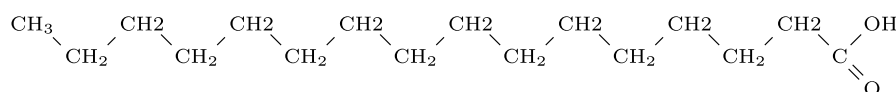
**Fig. 1.3** – Comparaison des signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) de différentes sources potentielles dans l'écosystème benthique et des tissus des consommateurs primaires. Ce schéma montre l'augmentation des ratios isotopiques (i.e. accumulation de l'isotope lourd  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) depuis les sources vers les consommateurs.

provenant des lipides neutres de ceux des lipides polaires.

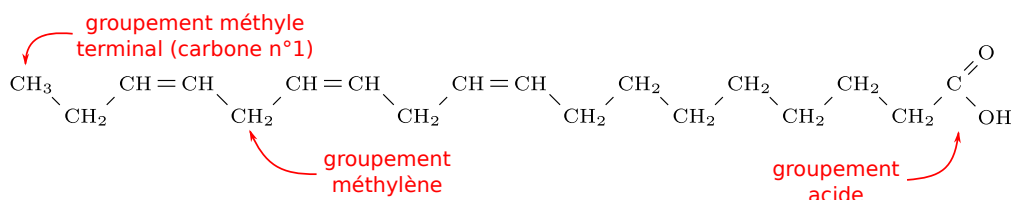
### Nomenclature des acides gras

Un acide gras est une chaîne linéaire ou ramifiée comprenant entre 4 et 40 atomes de carbone (entre 10 et 30 en général). On note les acides gras sous la forme C:Xn-Y, où C est le nombre de carbones de la chaîne carbonée, X est le nombre de double liaisons au sein de cette chaîne et Y est la position de la première double liaison à compter du groupement méthyle terminal (Fig. 1.4).

16:0



18:3n-3



**Fig. 1.4** – Représentation des chaînes carbonées de deux acides gras : le saturé 16:0 et le polyinsaturé 18:3n-3.

On distingue, en fonction des groupements et de la forme de la chaîne carbonée, plusieurs groupes :

- les acides gras saturés, dont la chaîne carbonée ne contient pas de double liaison : e.g. 16:0, l'acide hexadecanoïque ou acide palmitique (nom usuel)
- les acides gras à chaîne ramifiée, où un groupement méthyle est disposé sur l'avant dernier carbone, en position iso ou anteiso (du même côté ou inversé par rapport à l'axe de la double liaison) ; e.g. le 15:0 iso
- les acides gras monoinsaturés ou polyinsaturés qui possèdent une ou plusieurs doubles liaisons sur la chaîne carbonée, comme le 20:5n-3 (acide icosapentaénoïque ou EPA) ou le 20:4n-6 (acide arachidonique ou AA)

Dans les organismes vivants, entre 20 et 30 acides gras différents peuvent être mesurés dans les tissus. En écologie des réseaux trophiques, le principe de l'utilisation de ces biomarqueurs consiste en la détermination des contributions respectives de ces acides gras (% des acides gras totaux) et des rapports entre certains d'entre eux. Certains acides gras sont spécifiques d'un organisme ou d'un groupe d'organismes, ce qui permet d'évaluer leur présence et leur abondance relative dans des mélanges de matière organique. Kharlamenko *et al.* (1995) ont ainsi identifié les profils d'acides gras des diatomées pélagiques, du seston, des communautés bactériennes, des sédiments et des macroalgues dans un écosystème hydrothermal peu

profond (îles Kurile, Pacifique est) et ont montré comment ces sources potentielles contribuaient à l'alimentation du macrozoobenthos grâce aux profils d'acides gras des consommateurs.

Les limites d'utilisation des acides gras comme biomarqueurs sont liées aux limites de stabilité et de spécificité de ces molécules. En effet, les acides gras étant des composés fortement associés aux processus physiologiques des organismes, leur rétention et leur proportion dans un tissu peuvent être influencées par des processus internes. C'est le cas par exemple de l'EPA (20:5n-3) et de l'AA (20:4n-6) qui sont sélectivement mobilisés et transférés du muscle du pétoncle *Nodipecten sub-nodosus* vers la gonade lors de la maturation (Palacios *et al.*, 2005). Les conditions environnementales ont également une influence sur certains acides gras, comme les polyinsaturés qui sont préférentiellement conservés pour améliorer la fluidité des membranes cellulaires et compenser le stress environnemental induit par de faibles salinités (Navarro *et al.*, 2006) ou des faibles températures (Crockett, 2008).

Ces limites liées aux propriétés physiologiques des acides gras étant connues, l'utilisation de ces composés comme biomarqueurs n'en reste pas moins assez efficace en écologie trophique. Un effort est notamment porté sur la détermination des profils d'acides gras des sources de matière organique dans les environnements côtiers, comme les biofilms bactériens sur les estrans rocheux (Tamura et Tsuchiya, 2011), la neige marine (Balzano *et al.*, 2011), les mangroves (Meziane *et al.*, 2007), et les blooms phytoplanctoniques (Napolitano *et al.*, 1997). L'association des acides gras aux isotopes stables a souvent permis de confirmer ou d'infirmer des conclusions apportées par l'un ou l'autre outil utilisé seul, aussi bien en milieu naturel (e.g. Volkman *et al.*, 2008; Hanson *et al.*, 2010) qu'en milieu expérimental (Nérot *et al.*, 2009).

### Analyse statistique

Le traitement analytique des données obtenues consiste en la comparaison des profils d'acides gras de plusieurs échantillons. La composition en acide gras d'un organisme (tissu animal, végétal, sédiment...) est déterminée par extractions et isolement de ces composés puis par leur séparation en chromatographie en phase gazeuse. Pour chaque échantillon, un chromatogramme est obtenu sur lequel chaque pic correspond à un acide gras. Par des calculs d'intégration, l'aire de chaque pic est rapportée à l'aire totale du chromatogramme. Ces valeurs, exprimées en %, représentent la proportion de chaque acide gras au pool total et la liste de tous les acides gras et de leurs contributions respectives forme un profil qualitatif. En intégrant dès l'extraction chimique un standard interne en quantité connue qui suivra les mêmes processus d'extraction que l'échantillon, on peut également obtenir un profil quantitatif.

Les résultats ainsi obtenus peuvent être comparés entre échantillons. Pour cela,



une analyse multivariée est nécessaire puisqu'il faut prendre en compte chaque acide gras au sein de chaque échantillon. On utilise ainsi soit une analyse en composantes principales (ACP) qui va regrouper les échantillons ayant des profils similaires, soit une matrice de similarité suivie d'un groupement par niveau de similarité. Des résultats issus de ces analyses, on peut ensuite déterminer quels acides gras contribuent le plus aux différences observées, en effectuant une ANOVA et un test post-hoc sur les contributions des acides gras à l'ACP. Les représentations graphiques de ces analyses (ACP-plot, MDS, cluster) facilitent la visualisation des différences et similitudes entre les échantillons.

### 1.3 Les zones d'étude

Afin de répondre au double questionnement que nous soulevons, à savoir les effets de la distance au bassin versant (dilution du signal continental) et les effets dépendants de la bathymétrie (contribution des productions pélagique et benthique) deux transects ont été étudiés dans la partie nord du golfe de Gascogne, le long des côtes bretonnes. Ils ont été choisis de manière à couvrir les espaces allant des eaux estuariennes régulièrement dessalées aux masses d'eau strictement marines, et de la limite des espaces intertidaux jusqu'à des profondeurs de l'ordre de 200 mètres. Le transect nord démarre dans le fond de la rade de Brest, à l'embouchure des estuaires de l'Elorn et de l'Aulne et s'étend à l'ouest sur la mer Celtique jusqu'au accores (environ 200 m), en traversant le front d'Ouessant au niveau de l'isobathe 100 m. Le transect sud couvre parallèlement la Baie de Vilaine et l'embouchure de la Loire en zone côtière, puis traverse le plateau continental parallèlement au transect nord, également jusqu'au bord du plateau (environ 150 m).

Ces transects ont été choisis afin de déterminer la pertinence des biomarqueurs et des filtreurs intégrateurs dans l'observation des grandes structures hydrologiques du plateau continental et dans différentes configurations d'apports continentaux, en restant dans une zone géographique homogène. Subissant fortement les impacts anthropiques au niveau de leurs bassins versants (agriculture et urbanisation), ces deux systèmes se distinguent par deux caractères fondamentaux agissant profondément sur les modalités et l'intensité des transferts vers la zone côtière :

- des apports des rivières beaucoup plus élevés dans le cas du transect sud
- une dynamique physique bien plus intense dans le transect nord.

#### 1.3.1 Généralités sur le Golfe de Gascogne

Le Golfe de Gascogne est une baie largement ouverte sur l'Océan Atlantique qui borde les côtes de l'ouest de la France et du nord de l'Espagne (Fig. 1.5). Le plateau continental du Golfe de Gascogne sur la façade atlantique française s'étend sur environ 300 km à l'ouest d'Ouessant, et s'amenuise vers le sud avec 30 km d'étendue au large du pays Basque. La limite externe au bord du talus continental se situe à une profondeur de l'ordre de 200 m au nord et de 140 à 150 m au sud.



**Fig. 1.5** – Situation géographique et bathymétrique du Golfe de Gascogne au nord-est de l’Océan Atlantique. (license Eric Gaba (Wikimedia Commons user Sting))

Dans toute la partie nord du plateau continental du Golfe de Gascogne, la nature des sédiments est variée : vases marines des vasières du plateau ou des estuaires, sables littoraux, graviers ou fonds rocheux (Lesueur et Klingebiel, 1976). La nature et la répartition des sédiments sur le plateau continental est la conséquence de l’action des houles, des apports actuels des fleuves (Jouanneau *et al.*, 1999; Tamura et Tsuchiya, 2011) et des variations du niveau de l’océan lors des transgressions glaciaires (Chassé et Glémarec, 1976; Lesueur et Klingebiel, 1976).

La circulation océanique sur le plateau continental du Golfe de Gascogne pré-

sente une forte variabilité spatiale et temporelle. Les processus biologiques (productions primaire et secondaire) et physiques (e.g. sédimentation, remise en suspension) qui s'y développent sont conditionnés par les effets conjoints de la marée, du vent et des rejets fluviaux. Ces phénomènes ont été décrits par les variations de la salinité et de la température par [Pingree \*et al.\* \(1982\)](#) et sur la base du modèle « mars 3D » par [Lazure et Jegou \(1998\)](#), et par [Lampert \*et al.\* \(2002\)](#) sur les mesures obtenues par bathysonde. Une actualisation des processus physiques présents sur le nord du plateau continental est en cours par l'analyse des résultats provenant d'un important réseau de mouillages courantométriques de l'été 2009 à l'été 2011 (L. Marié, Dyneco - Ifremer, comm. pers.).

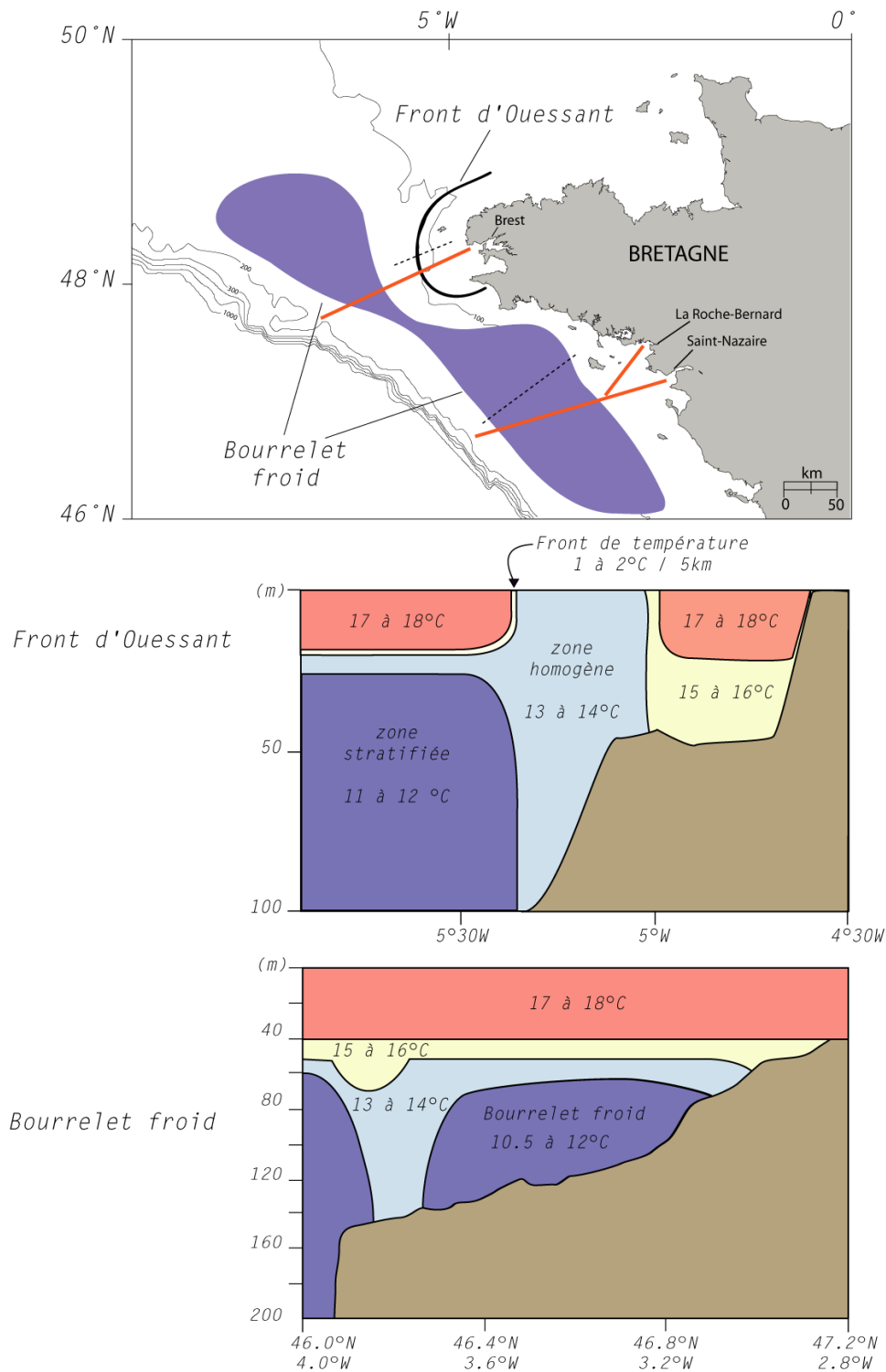
Globalement, on distingue d'abord les ondes internes à proximité du talus qui favorisent l'injection d'eaux profondes plus froides et riches en sels nutritifs depuis la pente ([Mazé, 1987](#)). Ensuite, des tourbillons d'eau fluviale se détachent des panaches fluviaux et transportent les caractéristiques des fleuves sur le plateau continental ([Lazure et Jegou, 1998](#)). La stratification saisonnière d'origine thermique se traduit par la mise en place d'une thermocline à environ 20-30 m de profondeur, isolant les eaux froides du fond (10,5 à 12°C) des eaux chaudes de surface (17 à 18°C). Cette masse d'eau froide qui conserve ses caractéristiques hydrologiques tout au long de l'année est appelée "bourrelet froid" ([Vincent et Kurc, 1969](#)), elle est observée toute l'année en Sud Bretagne et peut s'étendre au nord jusqu'à l'ouest du front d'Ouessant (Fig. 1.6). En Bretagne nord, le front d'Ouessant apparaît lors du réchauffement estival et résulte de l'interaction entre la topographie et les courants de marée ([Pingree \*et al.\*, 1982](#)). En été, la colonne d'eau est stratifiée au large de l'île d'Ouessant mais froide et homogène en mer d'Iroise (Fig. 1.6). Le gradient thermique qui sépare ces deux zones est appelé front d'Ouessant et est dynamiquement instable, parce qu'il peut être perturbé et peut se déplacer en fonction du vent et de la topographie.

### 1.3.2 Caractéristiques des transects

Au-delà de l'isobathe 100 m, les processus physiques sur le nord du plateau continental du Golfe de Gascogne sont relativement similaires dans les deux transects que nous étudions (Fig. 1.6). Les principales différences structurelles et fonctionnelles sont cantonnées à la zone entre la côte et l'isobathe 100 m. En effet, à proximité des côtes, les principales différences observées sont :

#### L'ouverture à l'océan

La rade de Brest est une baie quasi fermée d'environ 180 km<sup>2</sup> d'une profondeur moyenne de 8 m et dont moins de 15 % des fonds sont à une profondeur de plus de 20 m. La rade est un système macrotidal avec un marnage moyen de 4,20 m. La connexion avec l'océan ouvert se fait par un goulet étroit (2 km de large) et profond (40 m). Malgré cette ouverture peu étendue, l'échange d'eau entre la rade



**Fig. 1.6** – Structures hydrologiques particulières du Golfe de Gascogne : le front d'Ouessant et le bourrelet froid. Les vues en coupe correspondent aux lignes pointillées perpendiculaires à la côte sur la carte. Les lignes rouges représentent les deux transects explorés dans cette étude.

et la mer d'Iroise est considérable puisque environ 40 % de l'eau de la rade est renouvelée à chaque marée. Toutefois, une masse d'eau localisée en Mer d'Iroise isole la rade de Brest de l'influence des eaux du plateau continental toute l'année, et en particulier en été à la formation du front d'Ouessant (Mariette et Le Cann, 1985).

Contrairement à la rade de Brest, la baie de Vilaine et l'embouchure de la Loire sont largement plus ouvertes sur l'océan (16 km de large pour la baie de Vilaine, 4 km entre les deux rives de la Loire). Les profondeurs maximales en baie de Vilaine atteignent 30 m et les fonds à l'embouchure de la Loire sont aménagés avec un chenal de 13 m de profondeur. La baie de Vilaine est partiellement isolée de l'océan Atlantique par un seuil de haut fonds et d'îles. L'intrusion d'eau marine dans la Vilaine remontait jusqu'à 60 km avant qu'un barrage soit construit dans les années 1960, ce qui limite maintenant l'influence tidale à 10 km. Dans la Loire, il n'y a pas d'obstacle à l'influence tidale que l'on mesure jusqu'à 100 km en amont. La zone côtière englobant la baie de Vilaine et l'embouchure de la Loire est soumise à la dynamique tidale et à une alternance saisonnière d'un système dominé par la circulation générale du plateau et d'un système dominé par les forts apports fluviaux (Koutsikopoulos et LeCann, 1996).

### Les apports fluviaux

Les caractéristiques de l'Elorn et de l'Aulne qui apportent 80 % de l'eau douce dans la rade de Brest, et de la Vilaine et la Loire dans le transect sud sont reportées dans le tableau 1.1. Ainsi, d'un point de vue apports fluviaux, le transect sud reçoit jusqu'à 25 fois plus d'eau douce (en débit) que la rade de Brest dans le transect nord. De plus, la population humaine vivant dans le bassin versant du transect sud est trois fois plus importante que celle installée sur le bassin versant du transect nord.

Ainsi, les deux transects étudiés dans la partie nord du golfe de Gascogne, le long des côtes bretonnes présentent des configurations spatiales et des apports fluviaux différents. Ces caractéristiques nous permettent d'appréhender les variations spatiales (selon la distance aux fleuves et la bathymétrie) du fonctionnement trophique des écosystèmes benthiques.

Rivière	Transect nord		Transect sud	
	Aulne	Elorn	Loire	Vilaine
Bassin versant (km <sup>2</sup> )	1 875	260	117 000	10 500
Longueur (km)	140	57	1 013	218
Débit moyen (m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup> )				
<i>annuel</i>	30	6	931	72
<i>maximum</i>	51	12	1 830	180
<i>minimum</i>	3	2	242	8
Activités anthropiques				
<i>population</i>	70 000	285 000	11.5 M	1.0 M
<i>densité (par km<sup>2</sup>)</i>	<i>n.d.</i>	<i>n.d.</i>	70	100
<i>pression</i>	plaisance agriculture (porc) agroalimentaire aquaculture	port militaire port de commerce	electricité complexe portuaire construction aéronautique	agriculture agroalimentaire tourisme

Tab. 1.1 – Caractéristiques des bassins versants des deux transects.



## Chapitre 2

# Variations des signatures isotopiques des bivalves filtreurs sur l'étendue bathymétrique du plateau continental





## Préambule

Comme nous l'avons souligné dans l'introduction, la disponibilité des sources trophiques en milieu côtier dépend des attributs de l'environnement, comme la limitation de la production microphytobenthique au-delà de la zone euphotique, ou bien l'enrichissement en éléments nutritifs à l'embouchure des fleuves. De part les relations sources - consommateurs, il est possible de déterminer les contributions respectives du phytoplancton, du microphytobenthos ou d'autres sources de matière organique en mesurant les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  dans les tissus musculaires des filtreurs (Riera et Richard, 1996; Fry, 1999; Lefebvre *et al.*, 2009).

Pour traiter de ces questions, les plateaux continentaux constituent un environnement particulièrement pertinent dans la mesure où ils offrent la possibilité d'étudier à la fois des gradients terre-mer et de profondeur. Ils restent toutefois sous-utilisés pour tester le couplage pélagos-benthos et les apports anthropiques de nutriments. Ainsi, les isotopes stables du carbone des tissus des filtreurs benthiques peuvent être utilisés pour vérifier l'hypothèse selon laquelle le microphytobenthos joue un rôle important dans l'alimentation des filtreurs en zones côtières par échantillonnage de la même espèce le long du gradient de profondeur. Par ailleurs, une diminution des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  dans les tissus des filtreurs sur un gradient terre-mer le long du plateau continental permettrait de confirmer la dilution de l'azote d'origine anthropique avec l'éloignement à la côte.

Enfin, les différences dans les structures de la colonne d'eau (par exemple, stratifié ou homogène) peuvent conduire à des différences dans les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  du phytoplancton (Fontugne et Duplessy, 1978; Mauna *et al.*, 2010), qui sont susceptibles d'être enregistrées dans les tissus des filtreurs (Fry, 1988; Iken *et al.*, 2010). Ainsi, les signatures isotopiques des filtreurs dans les parties profondes du plateau continental permettraient d'apporter des précisions sur le fonctionnement trophique de ce système où les informations sont limitées.

Le travail exposé dans ce chapitre présente les variations spatiales des isotopes stables du carbone et d'azote ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) au sein des tissus de filtreurs benthiques ainsi que dans la matière organique particulaire en suspension dans l'eau de fond sur un gradient côte-large (0 - 250 km) sur le plateau continental du nord du Golfe de Gascogne. Quatre espèces ont été échantillonnées : les pétoncles épigés *Pecten maximus* et *Aequipecten opercularis*, et les espèces endogées *Glycymeris glycymeris* et *Venus casina*.

## Sommaire

---

<b>Préambule . . . . .</b>	<b>24</b>
<b>2.1 Abstract . . . . .</b>	<b>25</b>
<b>2.2 Introduction . . . . .</b>	<b>26</b>
<b>2.3 Materials and methods . . . . .</b>	<b>27</b>
<b>2.4 Results . . . . .</b>	<b>29</b>
<b>2.5 Discussion . . . . .</b>	<b>34</b>
<b>2.6 Conclusion . . . . .</b>	<b>37</b>
<b>2.7 Acknowledgements . . . . .</b>	<b>37</b>

---

## STABLE ISOTOPE VARIATIONS IN BENTHIC SUSPENSION FEEDERS ACROSS A LARGE DEPTH GRADIENT ON THE CONTINENTAL SHELF

Caroline Nérot <sup>a</sup>, Anne Lorrain <sup>a\*</sup>, Jacques Grall <sup>b</sup>, David P. Gilikin <sup>c</sup>,  
Jean-Marie Munaron <sup>a</sup>, Hervé Le Bris <sup>d</sup>, Yves-Marie Paulet <sup>a</sup>

<sup>a</sup> LEMAR, UMR CNRS/UBO/IRD 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>b</sup> Observatoire des Sciences de l'Univers, UMS 3113, Institut Universitaire Européen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>c</sup> Dpt of Geology, Union College, 807 Union St., Schenectady, NY 12308, USA

<sup>d</sup> Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie halieutique, Agrocampus Rennes, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France

\* Corresponding author: Anne Lorrain. E-mail address: [anne.lorrain@ird.fr](mailto:anne.lorrain@ird.fr)

Article accepté dans **Estuarine, Coastal and Shelf Science**.

### 2.1 Abstract

Spatial variations in the food sources of benthic filter feeders were investigated through stable isotope analysis on an inshore-offshore gradient (0 - 250 km) along the continental shelf of the northern Bay of Biscay (NE Atlantic Ocean). Carbon and nitrogen stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) were measured in muscle tissues of four filter-feeding mollusk species (*Pecten maximus*, *Glycymeris glycymeris*, *Aequipecten opercularis*, and *Venus casina*) and in benthic particulate organic matter along a corresponding water-depth gradient from 25 to 220 m. All four species showed a decreasing pattern of muscle  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values with increasing depth. At the Ushant front ( $\sim 130$  m water depth), where there is a drop in both bottom water chlorophyll a and suspended particulate matter, muscle  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values decreased in all species. Although  $\delta^{13}\text{C}$  values of infaunal clams initially decreased at 30 m depth,  $\delta^{13}\text{C}$  values of epifaunal scallops decreased around 120 m depth, far below the expected depth reduction in microphytobenthic production suggesting that carbon isotopes might not simply track microphytobenthic utilization. The difference between infaunal and epifaunal bivalve stable isotope values may reflect differences in feeding strategies. Muscle  $\delta^{15}\text{N}$  values at the deepest stations ( $\sim 2\text{‰}$ ) were lower than expected considering the typical trophic enrichment value of 3-4 ‰ between prey and consumers. These low  $\delta^{15}\text{N}$  values may result from low metabolic rates and suggest the classic trophic enrichment may not hold true in species inhabiting deep waters. Stable isotopes in benthic filter feeders can reveal much information regarding their ecology and environment, but are not straightforward recorders of stable isotope baseline variations as is often assumed.

**Keywords:** bivalve mollusks; scallops; trophic ecology; microphytobenthos; Bay of Biscay

## 2.2 Introduction

Numerous studies in marine isotope ecology have demonstrated the suitability of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$ ) in benthic filter feeders for revealing trophic and ecosystem functioning (e.g. [Riera and Richard, 1996](#); [Grall et al., 2006](#); [Lefebvre et al., 2009](#); [Fry, 1999](#); [Mintenbeck et al., 2007](#)). Filter feeders are assumed to be good candidates to delineate long-term processes and changes in ecosystem trophic functioning because of their sedentary nature and the relatively long turnover time (usually several months or more) of C and N isotopes in their tissues ([Lorrain et al., 2002](#); [Jennings and Warr, 2003](#)). Stable carbon isotopes are a powerful tool to differentiate energy fluxes from benthic or pelagic production; typically benthic producers are enriched in  $^{13}\text{C}$  when compared to pelagic producers by an average of  $\sim 7\text{‰}$  ([France, 1995](#)). For example, [Riera and Richard \(1996\)](#) used carbon isotopes to reveal that microphytobenthos and not phytoplankton were the main food source of estuarine oysters. In addition, nitrogen stable isotopes can indicate watershed influences on downstream production ([Fry, 2002](#)) as anthropogenic wastewaters usually elevate  $\delta^{15}\text{N}$  of dissolved inorganic nitrogen, which then propagates throughout the food web ([Cabana and Rasmussen, 1996](#)).

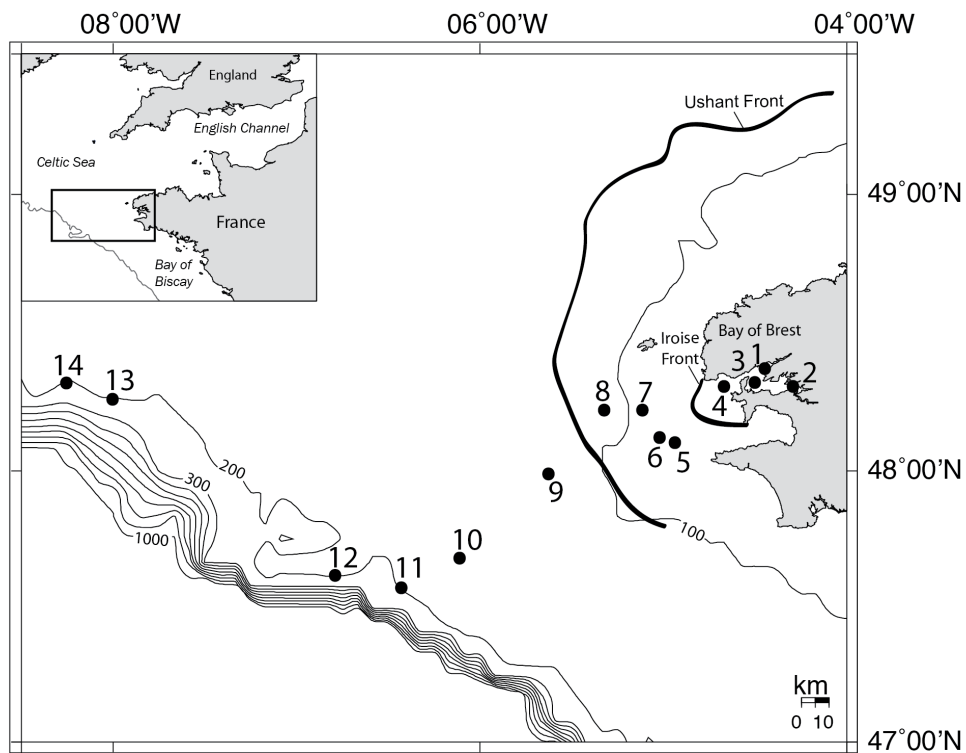
Continental shelves are an interesting but underutilized environment to test pelagic benthic coupling and anthropogenic nutrient inputs because they offer both depth and land-sea gradients. Indeed, large depth gradients are present where microphytobenthos production ranges from high in shallow waters to zero in deep waters ([MacIntyre et al., 1996](#)). Stable carbon isotopes in benthic filter feeders can be used to check the assumption that microphytobenthos have an important role in the diet of coastal filter feeders by sampling the same species along this depth gradient. Moreover, the land-sea gradient along the continental shelf should lead to a dilution of anthropogenic nitrogen loading, resulting in a decrease in the filter feeder  $\delta^{15}\text{N}$  values going offshore. Finally, differences in water mass structures (e.g., stratified or mixed) can lead to differences in phytoplankton  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values ([Koutsikopoulos and LeCann, 1996](#); [Mauna et al., 2010](#)), which can be recorded in filter feeder tissue ([Fry, 1988](#); [Iken et al., 2010](#)). If filter feeders do record these environmental structures, then their carbon and nitrogen stable isotope values can be used to provide environmental information, which is limited on continental shelves.

In this study, we investigated spatial variations in the C and N stable isotope ratios of adductor muscle of four filter-feeding bivalves (two epifaunal and two infaunal) along a depth gradient from 6 to 220 m on the French continental shelf. We aimed to test the hypotheses that 1) a reduction in microphytobenthos utilization with depth is reflected in decreasing muscle  $\delta^{13}\text{C}$  values; 2) a difference in microphytobenthos utilization between species related to their different modes of life (e.g., epi- or infaunal; cf. [Grall et al., 2006](#)) will be indicated by different  $\delta^{13}\text{C}$  values between species; 3) physical and hydrological structures of the ecosystem

(water masses, currents, fronts) lead to differences in muscle C and N stable isotope values; and 4) anthropogenic nitrogen loading decreases with distance from land and result in decreasing muscle  $\delta^{15}\text{N}$  values with depth.

## 2.3 Materials and methods

Sampling followed a nearshore-offshore water depth gradient (Fig. 2.1), from station 1 (6 m depth, 4°26' W, 48°22' N) to station 14 at the edge of the continental shelf in the northern Bay of Biscay (up to 220 m depth, 8°15' W, 48°12' N), a distance of 250 km.



**Fig. 2.1:** Map of the study area in northern Bay of Biscay showing bathymetry, position of sample stations (black circles, 1-14), and the position of the Iroise and Ushant fronts.

Over this part of the continental shelf, the tidal wave from the open Atlantic is largely amplified and is responsible for the vertical mixing of the water column and the creation of different water masses (Koutsikopoulos and LeCann, 1996; Lazure et al., 2009). The Iroise front and Ushant front are two hydrological structures created by this tidal mixing (Le Boyer et al., 2009). From the coast to the Iroise front (see Fig. 2.1), the water mass is shallow and well mixed. Between the Iroise and Ushant fronts, the water column is also well mixed but is considerably

deeper. After the Ushant front, in the deepest area of the shelf, the water column is stratified, and there is limited exchange between the surface mixed layer and deep waters. At the shelf break, the slope currents are responsible for strong vertical mixing and nutrient input, creating suitable conditions for primary production (Pingree et al., 1982).

Samples were collected during two scientific cruises in May and September 2008. Previous work on *P. maximus* muscles at site 3 showed very small inter-annual variability ( $<1\text{ ‰}$ ) in both  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values (Lorrain et al., 2002), therefore we did not expect large differences between May and September sampling dates. When possible, *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Glycymeris glycymeris*, and *Venus casina* were collected at each station by dredging (scallop dredge, 50 mm). The epifaunal *P. maximus* is usually recessed in the sediment with the upper (left) valve level with the substrate (see Brand et al., 2006) and *A. opercularis* is a more mobile species which lies on top of the substratum (Chapman et al., 1979), but can also be attached with a byssus (Brand et al., 2006). The two infaunal species *G. glycymeris* and *V. casina* both bury shallow in the sediment with their siphons extended into the water column (Ansell, 1962; Ansell and Trueman, 1967). Muscle tissues of bivalves were dissected and stored frozen. Muscle tissues were chosen due to the relatively long metabolic turn over time of this tissue (Lorrain et al., 2002; Paulet et al., 2006; Hill and McQuaid, 2009a). Muscles were then freeze-dried, ground into powder, and weighed in tin cups for isotopic analysis (about 250  $\mu\text{g}$  in  $4\times 6\text{ mm}$  tin cups).  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  were measured at the University of New Brunswick (Canada) using a Costech 4010 elemental analyzer coupled to either a Finnigan Delta Plus or a Finnigan Delta Plus XP mass spectrometer.

Seawater was sampled at the same stations, 1 m above the sediment using a Niskin bottle to collect particulate organic matter (POM) for determination of suspended particulate matter concentration (SPM), chlorophyll *a* concentration (Chl *a*), C/N ratios and C and N stable isotope analysis. For SPM, seawater was filtered through pre-combusted and pre-weighed GF/F Whatman filters (47mm); filters were rinsed with distilled water to dissolve sea-salt and were stored frozen. SPM filters were then oven-dried ( $60^{\circ}\text{C}$ , 48h) and weighed again; SPM was only sampled during the September cruise. For Chl *a* concentration, seawater was filtered through GF/F Whatman filters (47mm), rinsed with filtered seawater and stored frozen. Chl *a* was extracted with acetone ( $4^{\circ}\text{C}$ , overnight, rotating mixing) and measured with a fluorometer (10-AU Turner Design). POM samples were processed following Lorrain et al. (2003), and  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of POM were measured in the LIENSs laboratory (La Rochelle, France) using a Thermo Scientific Delta V Advantage mass spectrometer and a Thermo Scientific Flash EA1112 elemental analyzer.  $\delta^{13}\text{C}$  of dissolved inorganic carbon ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ ) was also sampled in May and analyzed at the Vrije Universiteit Brussel following Gillikin and Bouillon (2007).

Results are expressed in standard  $\delta$  notation (‰) based on international stan-

dards (Vienna Pee Dee Belemnite for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\text{N}_2$  in air for  $\delta^{15}\text{N}$ ) following the equation:

$$\delta X = \left[ \frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 1000$$

where X is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and R is the corresponding  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ratio.

Analytical precision based on repeated analysis of acetanilide (Thermo Scientific) was  $< 0.15 \text{ ‰}$  for both carbon and nitrogen.

All data were log-transformed to match normality and variance homogeneity. Rank of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the four species were tested at each site with a Kruskal-Wallis test on species ranks.

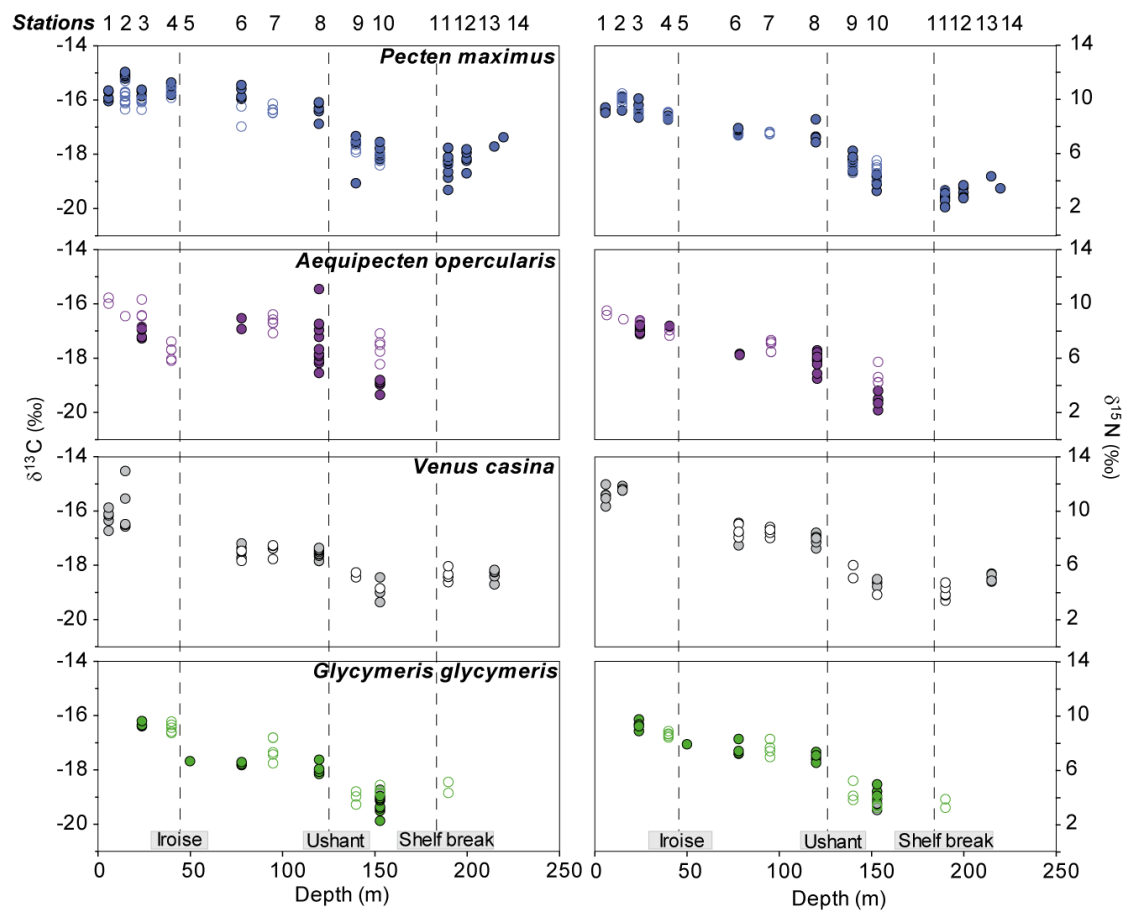
## 2.4 Results

All bivalves showed the same pattern of decreasing isotopic values with water depth from the coast to the shelf break (Fig.2.2). Average  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from  $-15.9 \pm 0.2 \text{ ‰}$  at station 1 to  $-19.0 \pm 0.2 \text{ ‰}$  at the deepest stations (a  $3.5 \text{ ‰}$  decrease), and  $\delta^{15}\text{N}$  values varied from  $9.4 \pm 0.3 \text{ ‰}$  to  $2.8 \pm 0.4 \text{ ‰}$ , representing a decline of  $6.6 \text{ ‰}$  (Fig.2.2). The pattern of muscle  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values with water depth showed a strong drop between station 6 and station 7, at a  $\sim 120 \text{ m}$  water depth.

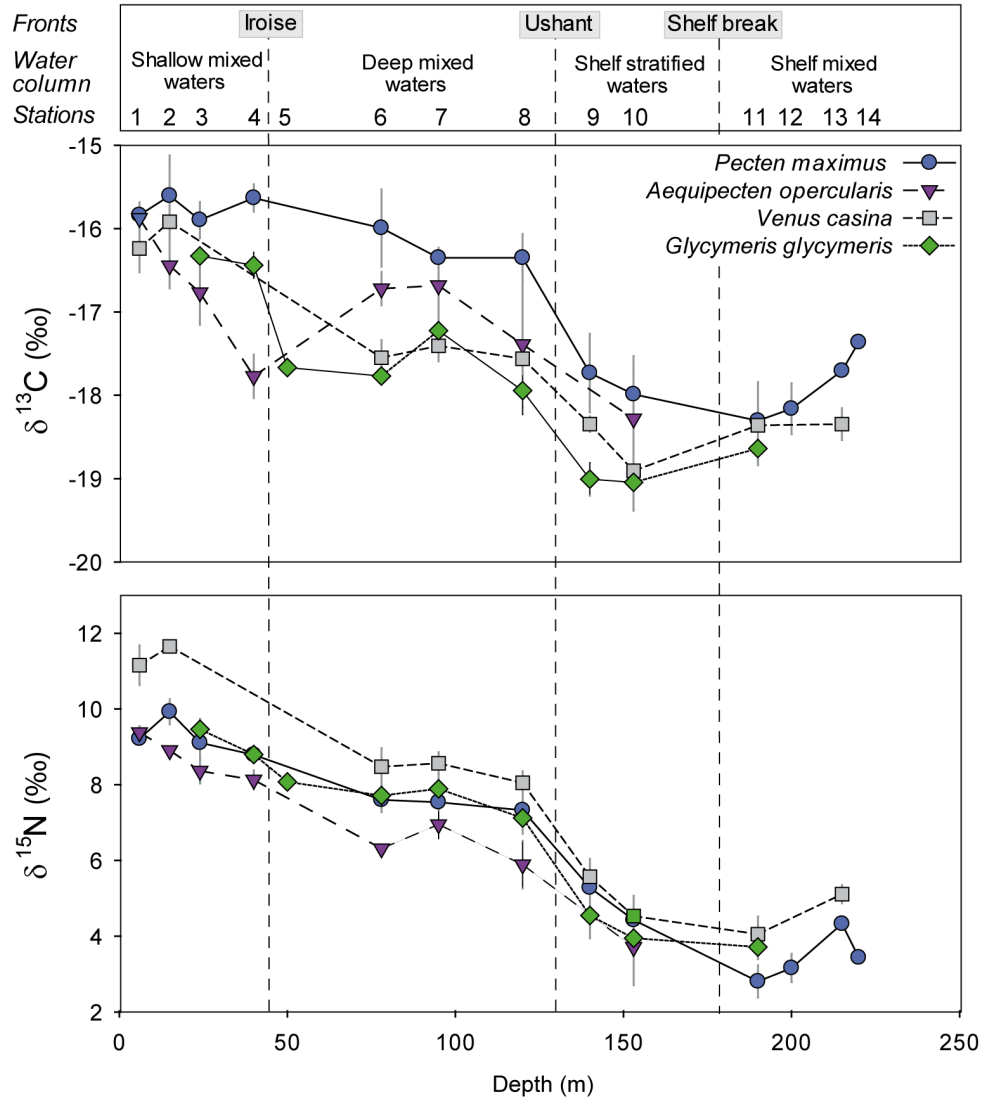
Across the depth gradient, we observed a significant ranking of species  $\delta^{13}\text{C}$  values from station 3 to 10 (Kruskal-Wallis test on species ranks:  $p < 0.03$ ; Fig. 2.3): *P. maximus* had higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than the other species, and at deep water stations, *A. opercularis* had higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than *G. glycymeris* and *V. casina*. *G. glycymeris* and *V. casina* had variable  $\delta^{13}\text{C}$  rank positions. There was also a significant rank in  $\delta^{15}\text{N}$  values for the four species from station 1 to 8 and at station 11 (Kruskal-Wallis test on species ranks:  $p < 0.016$ ): *V. casina* had the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values (up to  $8.5 \pm 0.3 \text{ ‰}$ ), followed by *P. maximus* and/or *G. glycymeris*, with *A. opercularis* having the lowest values.

The isotopic values of bottom water POM were variable and did not show a clear trend with water depth (Fig.2.4). The overall  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from  $-18.2 \text{ ‰}$  to  $-24.5 \text{ ‰}$  while  $\delta^{15}\text{N}$  values ranged between  $4.7 \text{ ‰}$  and  $8.5 \text{ ‰}$ . C/N ratios of POM showed an increase from 4.6 to 7.2 with increasing water depth (Fig.2.5 A). Chl *a* concentrations decreased with water depth, from  $2.9 \mu\text{g.L}^{-1}$  to below detection limit (Fig. 2.5 A). SPM concentrations in bottom water in September (Fig. 2.5 B) also showed a decrease from  $148.0$  to  $10.3 \text{ mg.L}^{-1}$  with water depth.  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  values were not significantly different between sites and averaged  $0.96 \pm 0.15 \text{ ‰}$  (data not shown).

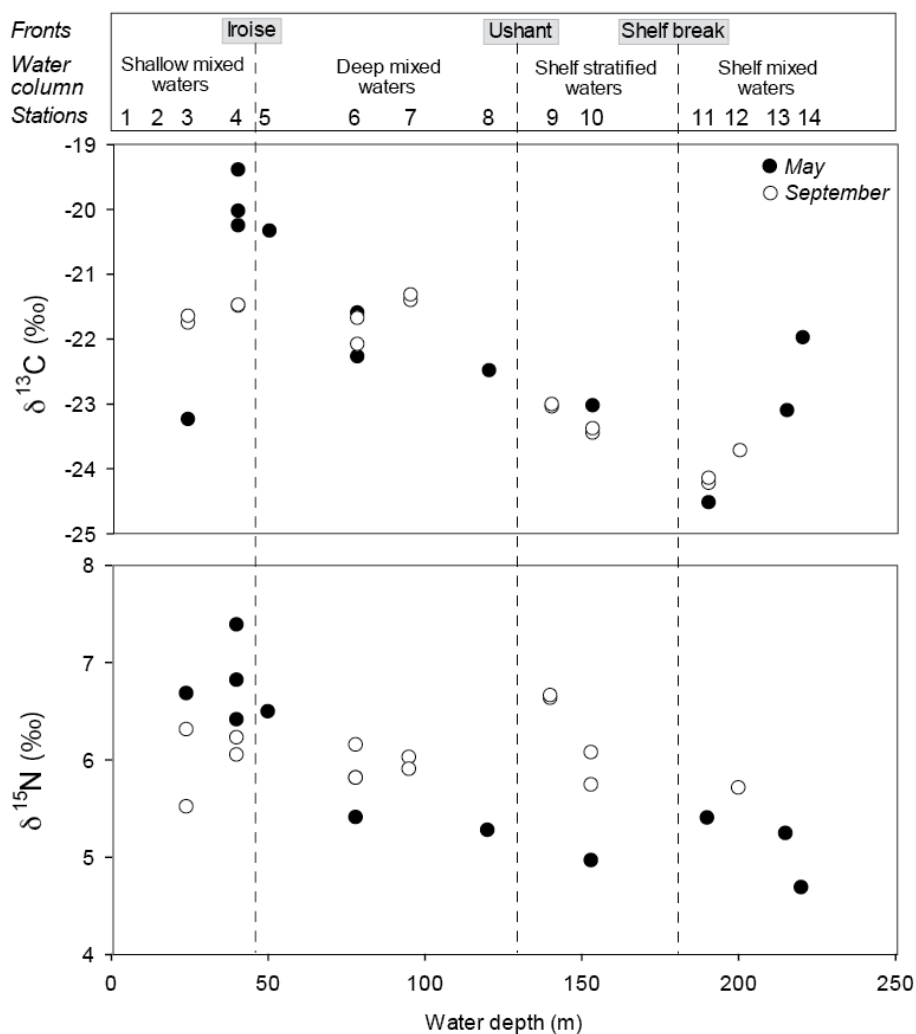




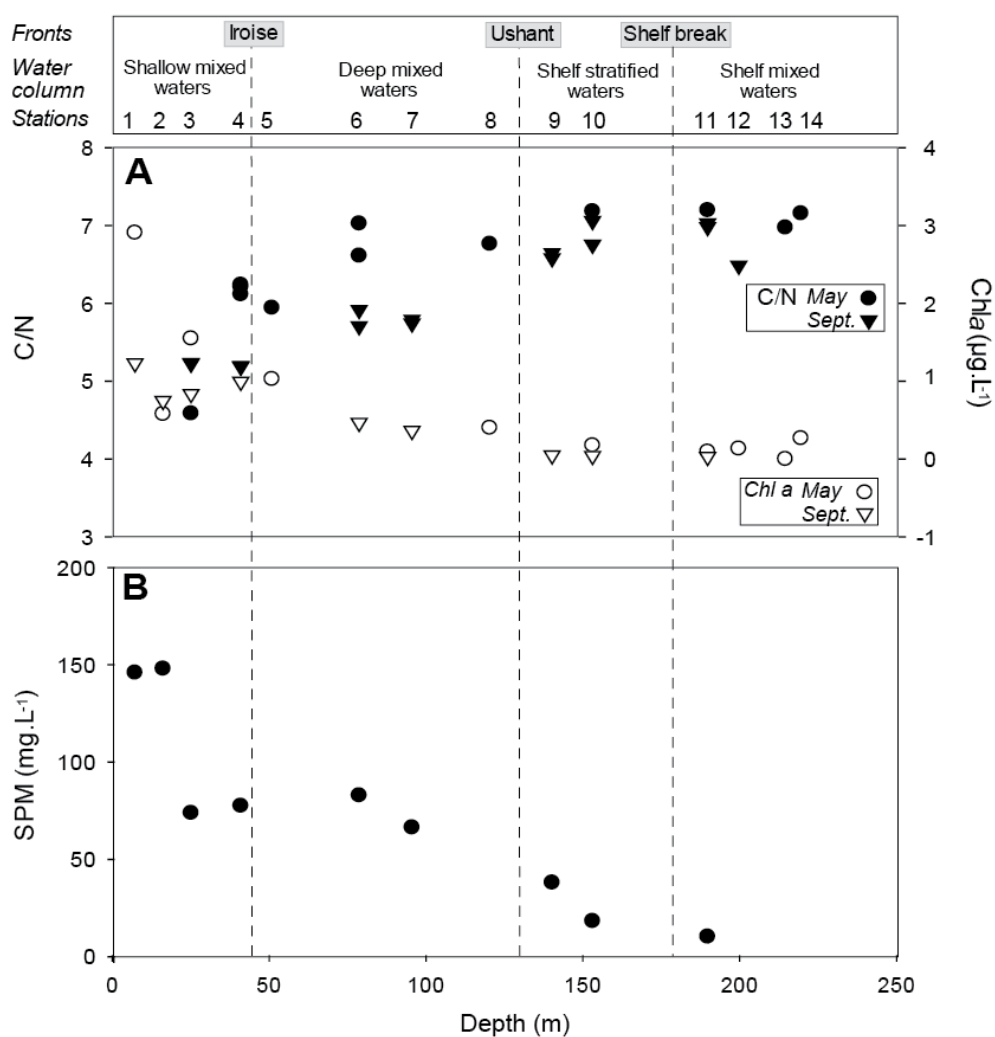
**Fig. 2.2:** Muscle  $\delta^{13}\text{C}$  (left) and  $\delta^{15}\text{N}$  (right) values along the water depth gradient for both cruises : May 2008 (open symbols) and September 2008 (closed symbols). Stations 1 to 3 are within the Bay of Brest, and stations 4 to 14 ranged from 7 to 250 Km off shore (see Fig. 2.1). Dashed lines represent the approximate position of the fronts



**Fig. 2.3:** Top: Station names (1 to 12) and water column characteristics of the depth gradient.  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  mean values and standard errors of bivalve muscles across the water depth gradient. P. max = *Pecten maximus*, G. gly = *Glycymeris glycymeris*, A. ope = *Aequipecten opercularis*, and V. cas = *Venus casina*.



**Fig. 2.4:** Particulate organic matter (POM)  $\delta^{13}\text{C}$  (top) and  $\delta^{15}\text{N}$  (bottom) values along the water depth gradient for both cruises in 2008 (May and September). Samples were collected one meter above the seafloor. Dashed lines represent the approximate position of the fronts.



**Fig. 2.5:** (A) Chlorophyll *a* and POM C/N ratios from both cruises (May and September 2008), (B) Suspended particulate matter (SPM) collected in September 2008. Samples were collected one meter above the seafloor. Dashed lines represent the approximate position of the fronts.

## 2.5 Discussion

In the shallow well-mixed waters of the Bay of Brest, the euphotic zone extends to the bottom, allowing microphytobenthos primary production, which accounts for 12 to 20 % of total primary production (Longphurt et al., 2007) and has been suggested to be a major food source for benthic bivalves (Grall et al., 2006; Lorrain et al., 2002). Microphytobenthos typically have a  $\delta^{13}\text{C}$  value of 16 ‰ (France, 1995; Kang et al., 1999; Riera et al., 1999; Kharlamenko et al., 2008), while phytoplankton is often assumed to be approximately 18 to 22 ‰ lighter than  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  (e.g. Fry, 2002; Cai et al., 1988). Therefore, we were expecting a shift in the filter feeder  $\delta^{13}\text{C}$  values (from high to low values) beyond the light extinction zone situated here at about 30 m depth (Le Boyer et al., 2009).

Our results do show a consistent pattern of decreasing  $\delta^{13}\text{C}$  values with increasing depth for the four species considered. However, although *V. casina* and *G. glycymeris*  $\delta^{13}\text{C}$  values followed the expected trend (decreasing at 30 m), *P. maximus* and *A. opercularis*  $\delta^{13}\text{C}$  values decreased around 120 m (Fig. 2.2), far below the expected depth reduction in microphytobenthic production (MacIntyre et al., 1996). Therefore, high  $\delta^{13}\text{C}$  values of shallow consumers may not simply be attributable to microphytobenthos consumption. Similarly, Nadon and Himmelman (2006) urged caution in interpreting  $\delta^{13}\text{C}$  values to reflect microphytobenthic sources.

In a similar study, (Fry, 1988) recorded a depth-related decrease of 1.2 ‰ in scallop (*Placopecten magellanicus*)  $\delta^{13}\text{C}$  values (-16.8 to 18 ‰) on the Georges Bank (0-160 m), and hypothesized that it reflected a landward gradient in phytoplankton productivity; with high productivity in shallow waters drawing down  $^{12}\text{C}$  and enriching DIC, and thus phytoplankton, in  $^{13}\text{C}$ . If differences in productivity were causing the difference in  $\delta^{13}\text{C}$  values in our bivalves then the DIC would also have showed this difference, but  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  over the entire depth gradient was constant ( $0.96 \pm 0.15$  ‰) and has been shown to vary only  $\sim 1$  ‰ throughout the year in the Bay of Brest (Lorrain et al., 2004). Moreover, we found a much larger decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  values for both *G. glycymeris* and *P. maximus* (up to 2.7 ‰) than would be expected from a productivity signal. This provides strong evidence that differences in productivity are not what is driving the changes in bivalve  $\delta^{13}\text{C}$  values along this depth gradient.

Further evidence that  $\delta^{13}\text{C}$  values do not simply record microphytobenthos utilization can be seen in the ranking of  $\delta^{13}\text{C}$  values between species (Fig. 2.3). For example, considering that *G. glycymeris* is showing the expected pattern with a  $\delta^{13}\text{C}$  decrease after 40 m depth (and possibly *V. casina*, but we do not have data for this species between 15 and 78 m), it could be argued that this is the only of these species feeding on microphytobenthos. If this were the case, *G. glycymeris* should have the highest  $\delta^{13}\text{C}$  values at shallow water sites compared to the other species. However, *P. maximus* had the highest  $\delta^{13}\text{C}$  values and not *G. glycymeris*, which is contradictory to  $\delta^{13}\text{C}$  values reflecting microphytobenthos utilization. Moreover,

this same ranking is also observed at deep stations, below the euphotic zone. We expected the muscle isotopic values of the four bivalve species to become more similar offshore, as microphytobenthos growth is inhibited in aphotic deep water and the available food source is presumably limited to sinking pelagic phytoplankton. Because this  $\delta^{13}\text{C}$  ranking was maintained across the depth gradient, it might arguably reflect a similar diet with different muscle  $\delta^{13}\text{C}$  enrichment factors (Post, 2002; Vanderklift and Ponsard, 2003), or different metabolic tissue turnover times among species (Paulet et al., 2006). Studying only one species, such as *G. glycymeris*, would have incorrectly confirmed the power of carbon isotopes to detect microphytobenthic contribution to bivalve diets. This study therefore illustrates the necessity for multi-species studies to reveal large scale trophic functioning.

Explaining the differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values between stations and between species is not straightforward. POM  $\delta^{13}\text{C}$  values do roughly show a decreasing  $\delta^{13}\text{C}$  pattern with depth (Fig. 2.4), which could be interpreted as the driver of the decreasing tissue  $\delta^{13}\text{C}$  pattern (Fig. 2.3). POM, however, is a mixture of different sources of carbon and it is well known that bivalves select specific components of this carbon pool (Ward and Shumway, 2004). For example, Fry (2002) was able to match  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  and bivalve tissue  $\delta^{13}\text{C}$  values and Gillikin et al. (2006) found a 1:1 relationship between  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  and bivalve tissue  $\delta^{13}\text{C}$  values, but not between POM  $\delta^{13}\text{C}$  values and bivalve tissue  $\delta^{13}\text{C}$  values. Therefore POM does not equate to what the bivalves are assimilating.

Chl *a*, SPM and C/N ratios can provide an indication of food abundance and quality. As Chl *a* is a proxy of phytoplankton biomass, it is a good proxy of quality food availability (e.g. Bacon et al., 1998). SPM on the other hand can include various other low quality particles and even inorganic sediments. The C/N ratio can also provide insight to the quality of the available particles, with phytoplankton having a theoretical C/N ratio of 5.7 (Redfield et al., 1963). The C/N ratio in our deeper stations is around 7, which could imply lower quality particles, but phytoplankton can have variable C/N ratios (e.g. Burkhardt et al., 1999), so this value is not necessarily evidence of poor food quality. Nevertheless, the higher SPM (see Fig. 4B) and Chl *a* ( $0.41 \pm 0.05$  vs.  $0.10 \pm 0.09 \mu\text{g.L}^{-1}$ ;  $p = 0.01$ ) at stations 6 to 8 compared to deeper stations could explain the differences we see between  $\delta^{13}\text{C}$  values in epifaunal scallops and infaunal clams. Several authors have noted differences in selectivity between infaunal and epifaunal filter feeding bivalves (e.g. Bacon et al., 1998; Hawkins et al., 1998). Perhaps the infaunal clams are better at selecting phytoplankton from the SPM pool (cf Bacon et al., 1998), which results in their tissues reflecting the expected  $\delta^{13}\text{C}$  value of pelagic phytoplankton (roughly -19 ‰), while scallops rely more on lower quality organic matter derived from the coastal zone. This lower quality organic matter is likely to be out-welled macroalgae detritus (macrophyte-derived particulate organic matter). Macroalgae constitutes a large component of primary production in this area (e.g. Arzel, 1998; Schaal et al., 2010; Gollety et al., 2011), can be a significant part of bivalves' diets (see Arambalza et al., 2010, for a review), and has  $^{13}\text{C}$  enriched isotope values

(e.g. [Schaal et al., 2010](#)), which could explain the enriched  $^{13}\text{C}$  values in scallops between the Iroise and Ushant fronts. Macroalgae detritus has been suggested to be an important food source for intertidal mussels ([Hill et al., 2006, 2008](#)), but we hypothesize that it can also contribute to bivalve diets as far as 50 Km offshore in 120 m water depth. After the Ushant Front, when both SPM and Chl *a* values are low (Fig. 2.5),  $\delta^{13}\text{C}$  values of both epifaunal and infaunal bivalves drop to the expected values, but still maintain the same ranking, with scallops being the most  $^{13}\text{C}$  enriched (Fig. 2.3). On the other hand,  $\delta^{15}\text{N}$  values suggest that the infaunal clams are feeding on degraded  $^{15}\text{N}$  enriched organic matter ([Mintenbeck et al., 2007](#); [Trull et al., 2008](#)) or are including microzooplankton in their diet resulting in a  $^{15}\text{N}$  trophic enrichment ([Bode et al., 2006](#)). Little is known about the feeding selectivity or diets of these species, but our results suggest they could be complex.

We found a clear decrease in muscle  $\delta^{15}\text{N}$  values from inshore to offshore stations (Fig. 2.2), probably reflecting a decreasing anthropogenic input. Although the Bay of Brest is not defined as truly eutrophic because its strong tidal currents dilute the increasing terrestrial inputs of anthropogenic origin ([Chauvaud et al., 2000](#)), major signs of benthic eutrophication have been reported ([Grall and Glémarec, 1997](#)), and eutrophication is generally associated with high  $\delta^{15}\text{N}$  values for organic matter ([Cabana and Rasmussen, 1996](#); [McClelland and Valiela, 1998](#)). Indeed, we observe elevated  $\delta^{15}\text{N}$  values in bivalve muscles from inshore stations (from  $\sim 9$  to  $12$  ‰; Fig. 2.2), similar to reported values in other urbanized coastal areas ([Jennings and Warr, 2003](#); [Nadon and Himmelman, 2010](#)).

However, the bivalves in the deepest waters had unusually low  $\delta^{15}\text{N}$  values. Most large scale studies report a decrease of  $\delta^{15}\text{N}$  muscle values when going offshore, with values in deepest sites of  $\sim 5$  ‰ (105 m, [Jennings and Warr, 2003](#); 143 m, [Le Loc'h et al., 2008](#)), while offshore values in our study are surprisingly much lower (2.8 ‰ at 190 m depth). Considering the typical 3 to 4 ‰ trophic  $^{15}\text{N}$  enrichment between prey and consumers ([DeNiro and Epstein, 1981](#); [Vander Zanden and Rasmussen, 1999](#)), the low  $\delta^{15}\text{N}$  values in our study would imply a trophic source with a  $\delta^{15}\text{N}$  value that was close to 0 ‰ or even negative, which is typical of diazotrophic producers in oligotrophic areas ([Lourey et al., 2003](#)), while the Bay of Biscay continental shelf is a highly productive area ([Varela et al., 2006](#)).

Physical parameters such as the cold and constant temperature of bottom water ( $\sim 12^\circ\text{C}$  in the Bay of Biscay) and the low food quantity may be responsible for major metabolic changes in deep water organisms, such as reduced growth rate ([Turekian et al., 1975](#); [Buick and Ivany, 2004](#)), respiration ([Smith and Teal, 1973](#)), and reproduction ([Peck et al., 2007](#)). These metabolic changes could modify classical trophic isotope enrichment factors between food sources and the muscles of bivalves at the deepest stations (depth  $> 120$  m). It is possible that the slow metabolism at depth could result in low N excretion and little to no isotopic fractionation (see [Fry \(2006\)](#) for a discussion on N excretion and fractionation). This hypothesis should be further explored because it calls into question the use of bi-

valves as integrators of temporal variations of isotopic values of primary producers (isotopic baseline), as several authors have proposed (Post, 2002; Jennings and Warr, 2003).

Finally, there has been a recent interest to use stable isotope values in consumer tissues to differentiate water masses. For example, Iken et al. (2010) found significant differences in benthic food web stable isotope values between water masses in the southern Chukchi Sea. Similarly, Mauna et al. (2010) reported different  $\delta^{13}\text{C}$  values in the Patagonian scallop (*Zygochlamys patagonica*) according to the position on the Argentine shelf break front. In our study, four discrete water masses are present (Koutsikopoulos and LeCann, 1996; Refray et al., 2008; Muller et al., 2009), but are not all marked by significant differences in bivalve stable isotope values (Fig. 2.3). The most evident isotopic shift is observed at the Ushant front ( $\sim 120$  m depth) which separates mixed and stratified water and where there is a large shift in SPM and Chl *a* (Fig. 2.5). All four species exhibit an abrupt shift in both carbon and nitrogen isotope values whereas the other water mass boundaries show little or no isotopic shift (Figs. 2.2, 2.3).

## 2.6 Conclusion

Four species sampled over a large depth gradient all show a decrease in muscle  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values with depth, but only some show this change where microphytobenthos abundance should decrease. Therefore,  $\delta^{13}\text{C}$  values do not reflect microphytobenthos utilization alone. There were however similarities in  $\delta^{13}\text{C}$  values among epifaunal and infaunal species, with epifaunal species following the expected trend of benthic vs. pelagic consumption. Moreover epifaunal species typically had the most  $^{13}\text{C}$  enriched and the most  $^{15}\text{N}$  depleted tissues indicating different diets or particle selectivity. However, despite four discrete water masses, only one major shift was observable in the tissue stable isotopes, indicating that delimiting water masses using stable isotopes in filter feeder tissues is not straightforward. The decrease in  $\delta^{15}\text{N}$  values with distance from land is likely a result of the dilution of anthropogenic N inputs from land, but the deepest  $\delta^{15}\text{N}$  values were much lower than expected. These low  $\delta^{15}\text{N}$  values suggest the classic 3 to 4 ‰ trophic enrichment may not hold true in species inhabiting deep waters.

## 2.7 Acknowledgements

The authors are grateful to L. Chauvaud for his helpful comments on the manuscript and to the SINLAB and the LIENSs laboratory for stable isotope analysis, in particular B. Graham, P. Richard and G. Guillou. Special thanks to N. Savoye, Y. Patry, A. Carlier, C. Poulain, J. Richard, R. Corvaisier, N. Quillien, R. Simide, F. Le Borgne, and A. Donval for hunting scallops. Many thanks go to



the crew of the N/O “Côtes de la Manche” for their assistance during the cruises. We thank M. Korntheuer, R. Mas and F. Dehairs for analyzing  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ . We also thank two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. This work has been funded by the INSU EC<sub>2</sub>CO program ISOBENT and by the GIS- Europole Mer. The Région Bretagne is supporting the PhD fellowship of C. Nérot.

## Chapitre 3

# Variations spatiales des compositions en acides gras de la coquille Saint-Jacques sur le plateau continental du Golfe de Gascogne



## Préambule

Ce chapitre vient compléter les résultats obtenus par les mesures des isotopes stables des filtreurs benthiques et rapportés dans le chapitre précédent. En effet, les acides gras sont également considérés comme des outils pertinents en écologie trophique. Leur utilisation ici repose sur le fait que ces molécules sont essentielles au métabolisme des bivalves marins, mais leur synthèse *in vivo* est très limitée, obligeant les bivalves marins à les obtenir via leur nourriture (Budge *et al.*, 2001; Caers *et al.*, 2003; Utting et Millican, 1998). Or les acides gras sont synthétisés en proportions différentes par les producteurs primaires et secondaires (Sargent *et al.*, 1987), ce qui permet de distinguer des compositions différentes pour les plantes supérieures, les diatomées, les dinoflagellés, les bactéries ou le zooplancton (Volkman *et al.*, 1989; Mansour *et al.*, 1999; Perry *et al.*, 1979; Dalsgaard *et al.*, 2003). Par ailleurs, le traçage des acides gras depuis les sources jusqu'aux niveaux trophiques supérieurs est facilité par la faible voire l'absence de dégradation moléculaire lors des processus d'assimilation.

Les recherches sur la composition en acides gras des bivalves, et plus particulièrement de la famille des pectinidés, sont largement axées sur la gestion des stocks et l'amélioration des rendements d'écloserie, étant donné l'intérêt commercial de ces espèces (e.g. Pazos *et al.*, 1997a; Palacios *et al.*, 2005; Caers *et al.*, 2003, 1999; Utting et Millican, 1998). En revanche, peu de travaux ont évalué les variations spatiales des compositions en acides gras des bivalves en relation avec les caractéristiques environnementales telles que la température (Napolitano *et al.*, 1992) ou le type de substrat (Silina et Zhukova, 2007).

Le travail exposé dans ce chapitre se concentre sur les coquilles Saint-Jacques prélevées en quatre points contrastés du même gradient bathymétrique que le chapitre précédent. En plus des muscles adducteurs, nous avons également étudié les compositions en acides gras des glandes digestives des coquilles. Ces deux tissus ont été choisis en tenant compte de la réponse spécifique des organes à des fluctuations temporelles de l'environnement (Napolitano *et al.*, 1997; Lorrain *et al.*, 2002). Les glandes digestives sont donc censées refléter la nourriture récemment ingérée par les coquilles (Napolitano et Ackman, 1993) tandis que les muscles, avec un taux de renouvellement cellulaire plus long, devraient indiquer les sources trophiques globales et éventuellement mettre en évidence les liens possibles entre la physiologie de la coquille et les paramètres environnementaux tels que la profondeur ou la salinité.

## Sommaire

---

<b>Préambule . . . . .</b>	<b>43</b>
<b>3.1 Abstract . . . . .</b>	<b>43</b>
<b>3.2 Introduction . . . . .</b>	<b>45</b>
<b>3.3 Materials and methods . . . . .</b>	<b>46</b>
3.3.1 Study area . . . . .	46
3.3.2 Sample collection and preparation . . . . .	47
3.3.3 Fatty acids analysis . . . . .	48
3.3.4 Data analysis . . . . .	48
<b>3.4 Results . . . . .</b>	<b>48</b>
3.4.1 <i>Pecten maximus</i> digestive glands . . . . .	48
3.4.2 <i>Pecten maximus</i> adductor muscles . . . . .	50
<b>3.5 Discussion . . . . .</b>	<b>54</b>
3.5.1 Spatial variation of food sources . . . . .	54
3.5.2 Transfer of trophic information in muscles . . . . .	56
<b>3.6 Conclusion . . . . .</b>	<b>58</b>

---

SPATIAL CHANGES IN FATTY ACIDS SIGNATURES OF THE GREAT  
SCALLOP (*PECTEN MAXIMUS*) ACROSS THE BAY OF BISCAY  
CONTINENTAL SHELF (15 TO 190 m).

Caroline Nérot <sup>a</sup>, Edouard Kraffe <sup>b</sup>, Yves-Marie Paulet <sup>a</sup>, Jacques Grall <sup>c</sup>, Anne  
Lorrain <sup>a</sup>, Tarik Meziane <sup>d\*</sup>

<sup>a</sup> LEMAR, UMR CNRS/UBO/IRD 6539, Institut Universitaire Européen de la  
Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>b</sup> CEMCA, UMR CNRS 6521, Université de Bretagne Occidentale, 6 avenue Le  
Gorgeu, 29200 Brest, France

<sup>c</sup> Observatoire des Sciences de l'Univers, UMS 3113, Institut Universitaire Eu-  
ropéen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>d</sup> BOREA, UMR-CNRS 7208, Département Milieux et Peuplements Aquatiques,  
MNHN, CP 53, 61 rue Buffon, 75231, Paris cedex 05, France

\* Corresponding author: Tarik Meziane. E-mail address: [meziane@mnhn.fr](mailto:meziane@mnhn.fr)

Article en préparation pour soumission à  
**Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.**

### 3.1 Abstract

Spatial variation of total fatty acids (FA) composition in digestive glands and muscles of *Pecten maximus* were investigated along a bathymetric gradient (15 – 190 m) at the continental shelf of the northern Bay of Biscay (NE Atlantic). FA composition of digestive glands revealed site specific differences. In the Bay of Brest (15 and 24 m depth) and at the edge of the shelf (190 m), FA composition of scallops indicated a diet mixture dominated by diatoms, with a minor contribution of dinoflagellates and a strong contribution of bacteria in the deepest site. Conversely, scallops from the central part of the shelf (140 m) may have mainly consume decayed organic matter composed of dinoflagellates and bacteria. These spatial changes of food items were consistent with the water column structure and phytoplankton dynamics at the four stations, i.e. a diatom bloom in the Bay of Brest, the dinoflagellates dominance and degradation processes in stratified waters of the shelf, and the enhanced diatom growth and bacteria production in the highly productive area resulting of nutrient-rich waters at the edge of the shelf. Site specific FA composition of muscles appeared more sensitive to the influence of environmental conditions physiology of scallops. Food availability in the Bay of Brest could have initiated the maturation and / or spawning processes of scallops, resulting in a particular FA composition of muscles. Low salinity in the vicinity of the river, and low water temperature and certainly high pressure at deep stations were suggested to induce in PUFA accumulation in muscles of *P. maximus* probably reflecting functional adaptations. The results presented here are consistent with

previous studies on the pectinidae family, showing that the digestive gland of *P. maximus* incorporates dietary fatty acids whereas fatty acid compositions of the adductor muscles are primarily impacted by physiology and other environmental conditions than diet. These results strengthen the efficiency use of fatty acids in digestive glands as trophic markers in a large scale study.

**Keywords:** *Pecten maximus*; fatty acids; trophic markers; depth gradient; metabolism

**Abbreviations:**

SFA	saturated fatty acids	acides gras saturés
MUFA	mono-unsaturated fatty acids	acides gras mono-insaturés
BFA	branched fatty acids	acides gras ramifiés
PUFA	poly-unsaturated fatty acids	acides gras poly-insaturés
TFA	total fatty acids	acides gras totaux
DHA	docosahexaenoic acid	20:5n-3
EPA	eicosapentaenoic acid	22:6n-3

## 3.2 Introduction

The spatial distribution of *Pecten maximus* along the eastern coast of North Atlantic Ocean depends on a number of environmental factors, such as temperature, salinity and food availability (Brand, 2006). On continental shelves, these major physical variables influence the nutrients and light availability (Puillat et al., 2004; Guillaud et al., 2008), resulting in spatial variability of the dynamics of marine primary producers (Morin et al., 1991; Beaufort and Heussner, 2001) and may further lead to spatial differences in composition of benthic consumers diet across these ecosystems (Koutsikopoulos and LeCann, 1996). As a suspension filter feeder, the diet of the Great Scallop *Pecten maximus* is mainly composed of pelagic phytoplankton and might also include dissolved organic carbon (Roditi et al., 2000), deposit material (Raikow and Hamilton, 2001), benthic algae, microheterotrophs and bacteria (Kang et al., 1999; Nichols and Garling, 2000; Kreeger and Newell, 2001; Lorrain et al., 2002). While the assessment of large scale spatial availability of organic matter sources is restrained by their short term variations and sampling issues, several chemical components such as fatty acids can be traced in tissues of the consumers to identify the food items ingested (Mayzaud et al., 1989; Canuel et al., 1995).

In the different food types available for filter-feeders, many fatty acids are in common but some particular fatty acids, groups of fatty acids and fatty acid ratios serve as biomarkers of certain food sources (Sargent et al., 1987). For example, Alfaro et al. (2006) revealed that *Crassostrea gigas* in New Zealand mainly fed on dinoflagellates through high content of 22:6n-3 in the oyster tissues (Mansour et al., 1999). Silina and Zhukova (2009) showed that the diet of the scallop *Patinopecten yessoensis* and the polychaete worm *Polydora brevipalpa* were also dominated by dinoflagellates, based on their enrichment in 18:4n-3. Studying the food web on a salt marsh, Meziane et al. (1997) reported high contents of 20:5n-3 and 16:1n-7 in tissues of the macrozoobenthos, suggesting they assimilated diatoms (Volkman et al., 1989). These authors also reported elevated amounts of branched (-iso, and -anteiso) odd fatty acids and of 18:1n-7 in the polychaete *Nereis diversicolor* and relied these FA to the consumption of benthic bacteria. Analysis of fatty acid compositions in animal tissues is thus now widely used to identify food sources in marine environment (Dalsgaard et al., 2003; Budge et al., 2006), as for macrozoobenthic species such as polychaetes (Kharlamenko et al., 2008; Redmond et al., 2010), gastropods (Kharlamenko et al., 2011), crustaceans (Nérot et al., 2009) or suspension-feeding bivalves (Canuel et al., 1995; Napolitano et al., 1997; Silina and Zhukova, 2009).

Marine bivalves are not able to *de novo* synthesize certain fatty acids, primarily PUFA, while they are essential for their survival and growth, as they enter in the composition of membrane cells and play a major role in energy storage (e.g.



Comely, 1974; Marty et al., 1992; Pazos et al., 1997b). Marine bivalves should thus obtain such essential components from their diet (Utting and Millican, 1998; Budge et al., 2001; Caers et al., 2003).

Because of the commercial interest of pectinids, numerous studies analysed the dynamic fatty acid composition of their tissues. Studies emphasized on seasonal variations of energy allocation following the gametogenesis cycle (e.g. Pazos et al., 1997b; Caers et al., 2003; Palacios et al., 2005), or to determine nutrition requirements of the scallops for improvements of hatchery efficiency (Utting and Millican, 1998; Caers et al., 1999). Other studies assessed the relationship between the seasonal changes in the phytoplankton mixture and the temporal variations of fatty acid compositions of scallops in their natural environment (Napolitano and Ackman, 1993; Napolitano et al., 1997).

In comparison to these numerous studies which have reported temporal variations in fatty acid composition of the Pectinidae, very few evaluated the spatial variations in their fatty acid compositions. These studies revealed influence of site-specific temperature on cell membranes of eggs and adductor muscle of *Placopecten magellanicus* (Napolitano et al., 1992), effect of bottom sediment types on growth and feeding of *Patinopecten yessoensis* (Silina and Zhukova, 2007), and differentiated between *Pecten maximus* juvenile populations along a coastline of ~800 km in Norway (Grahl-Nielsen et al., 2010).

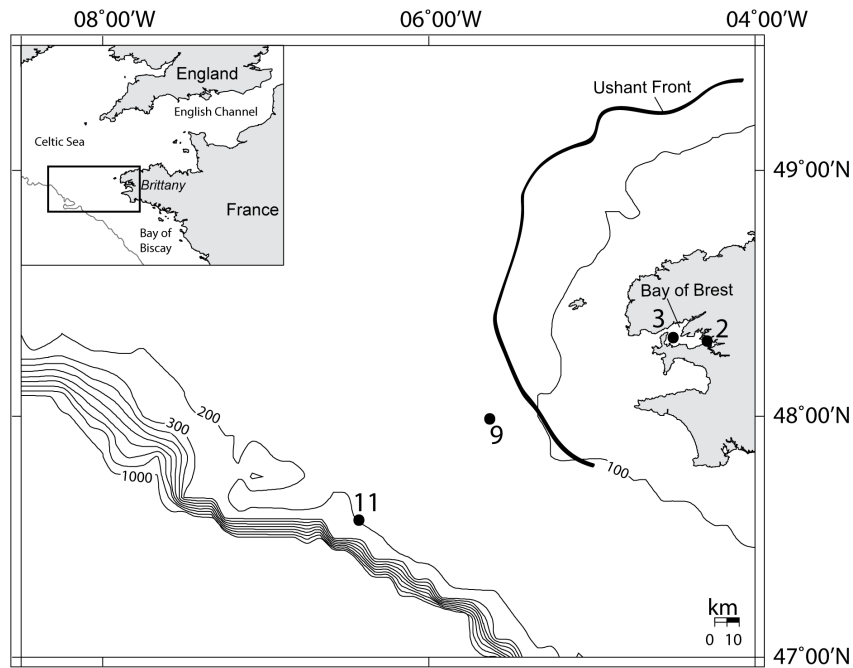
The present study was designed to examine the usefulness of fatty acids (FA) as markers of food sources for the great scallop *Pecten maximus* in the northern part of the Bay of Biscay, where its diet may vary with the functioning of the water column from the shallow western Brittany to the deepest end of the continental shelf (~200m depth). We determined the spatial variations in fatty acid compositions of digestive gland and adductor muscle tissues of *P. maximus* in four locations from 15 to 190 m depth on the continental shelf of the Bay of Biscay. These two tissues were selected taking into account the organ-specific response to temporal fluctuation of the environment (Napolitano et al., 1997; Lorrain et al., 2002). Digestive glands were thus expected to reflect food ingested by the scallops in short-term delay at the different water depths (Napolitano and Ackman, 1993) whereas muscles, with longer turnover rates, were expected to reflect longer-term of food composition and also to highlight potential links between environmental parameters such as salinity, temperature and water depth, and the physiology of the scallops.

## 3.3 Materials and methods

### 3.3.1 Study area

Sampling was processed in four locations following an inshore-offshore water depth gradient (Fig. 3.1), from the Bay of Brest (station 2, 15 m depth, 4°28' W,

48°30' N) down to the limit of the continental shelf in the northern Bay of Biscay (location 11, 190 m depth, 6°47' W, 47°49' N). Different water masses created by the tidal wave from open Atlantic Ocean are identified on this part of the continental shelf (Koutsikopoulos and LeCann, 1996; Lazure et al., 2009; Le Boyer et al., 2009). The sampling stations were chosen to reflect different types of water column, in a decreasing gradient of terrestrial influence. Stations 2 and 3 are located in the Bay of Brest, a shallow homogeneous system, while stations 9 and 11 are both located offshore, on the continental shelf (Fig. 3.1).



**Fig. 3.1:** Map of sampled stations in the northern part of the Bay of Biscay.

### 3.3.2 Sample collection and preparation

Three to four individuals of the great scallop *Pecten maximus* were collected at each station by dredging (scallop dredge, 50 mm) during a scientific cruise in May 2009. Adductor muscle and digestive gland of scallops were quickly dissected and stored frozen (-80°C). Tissues were then sliced and a weighted aliquot was processed for lipid extraction (~200 mg for digestive gland and ~500 mg for muscle). Lipids were extracted from tissues in a glass Dounce tissue grinder with about a 30-fold (digestive gland) and 16-fold (muscle) volume of solvent mixture (CHCl<sub>3</sub>/MeOH 2:1, v:v), following the method described by Folch et al. (1957). The organic phase containing lipids was transferred into glass vial with 0.01wt % BHT (antioxidant). Addition of distilled water:chloroform mixture (1:1 v:v) formed an aqueous-organic 2-layer system. Lipids were transferred into the

lower chloroform phase and the transfer improved by centrifugation (4000 rpm  $1650 \times G$ , 5 min). The aqueous phase was re-extracted one more time. The separated chloroform layers were combined and dried under nitrogen. The extracts were then saponified and transmethylated to obtain fatty acid methyl-esters (FAMES) following the method described in [Meziane and Tsuchiya \(2000\)](#).

### 3.3.3 Fatty acids analysis

The fatty acids were analysed by gas chromatography (Varian CP3800) equipped with a polar Supelco - OMEGAWAX 320 capillary column (30 m  $\times$  0.32 mm; 0.25  $\mu$ m film thickness) and a flame ionization detector. The fatty acids were identified by comparing their retention time with known standards (37 components FAME Mix, Supelco) and were further confirmed by mass spectrometry (Varian Saturn CP2200) when necessary. Presence of individual fatty acids in a tissue is given in proportional value of total fatty acids (% of TFA), based on the area of the respective peak in the GC-FID spectra.

### 3.3.4 Data analysis

All fatty acids proportional data were arcsin transformed for standardisation and to improve normality. Separate principal component analyses (PCA) were performed on proportional fatty acids profiles in muscle and digestive gland to reveal spatial variability among the locations in these organs. Analyses of variance (ANOVA) were processed on PCA scores to reveal the most influent FA in the PCA analysis. ANOVA were also processed on individual fatty acids with post hoc Fisher test to highlight differences between the four locations. All tests are considered significant when p-value  $< 0.05$ .

## 3.4 Results

### 3.4.1 *Pecten maximus* digestive glands

In overall samples of digestive gland, 25 fatty acids were detected with proportion  $> 1$  % of TFA in at least one sample. The dominant fatty acids were 20:5n-3 (from 9.6 to 21.6 %), 16:0 (16.9 - 24.4 %), and 22:6n-3 (9.0 - 12.0 %). There were also elevated proportions of 16:1n-7 (4.5 - 7.9 %) and 18:4n-3 (4.5 - 7.9 %). The plot of PCA scores revealed a strong homogeneity between samples from the same locations and differences between locations (Fig. 3.3). The two first components explained 70.8 % of the variance in the data set. The PC1 explained 48.2 % and separated stations 2 and 3 clustered on the left side of the plot and station 9 clustered on right side of the plot, with station 11 being intermediate. The main fatty acids counting for variation in PC1 were the odd saturated 17:0 and 15:0, the branched 15:0iso and 17:0iso, together with the 16:1n-7, 18:1n-9, 20:4n-6 and

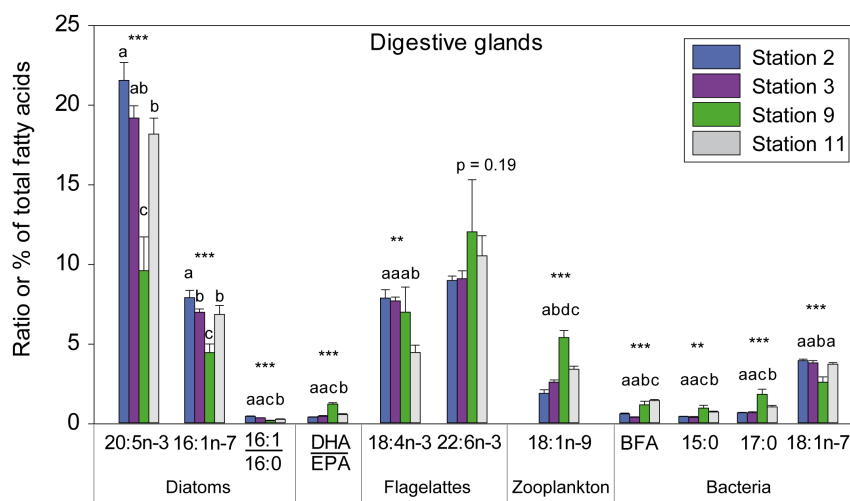
**Tab. 3.1:** Fatty acid composition (mean % TFA  $\pm$  SD) of muscles and digestive glands of *Pecten maximus* for each station (n = 3 or 4). Data represent all fatty acids at concentrations >1 % TFA in at least one sample. tr = trace amounts < 0,1 %

Fatty acids	Digestive Glands				Muscles			
	St. 2 (15 m)	St. 3 (24 m)	St. 9 (140 m)	St. 11 (190 m)	St. 2 (15 m)	St. 3 (24 m)	St. 9 (140 m)	St. 11 (190 m)
14:0	6.5 $\pm$ 0.1	6.4 $\pm$ 0.1	6.8 $\pm$ 1.0	5.3 $\pm$ 0.2	3.6 $\pm$ 0.1	4.5 $\pm$ 0.4	3.9 $\pm$ 0.3	3.2 $\pm$ 0.3
15:0	0.5 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	1.5 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.1
16:0	16.9 $\pm$ 0.4	18.7 $\pm$ 0.2	23.5 $\pm$ 3.5	24.4 $\pm$ 1.2	21.4 $\pm$ 0.8	31.0 $\pm$ 1.5	24.7 $\pm$ 1.4	21.8 $\pm$ 1.0
17:0	0.7 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.1	2.4 $\pm$ 0.1	1.7 $\pm$ 0.1
18:0	4.0 $\pm$ 0.2	4.9 $\pm$ 0.3	7.2 $\pm$ 1.4	5.5 $\pm$ 0.6	7.8 $\pm$ 0.7	11.5 $\pm$ 1.2	10.4 $\pm$ 0.1	7.4 $\pm$ 0.5
20:0	0.3 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.3	1.4 $\pm$ 0.8	0.6 $\pm$ 0.5	0.2 $\pm$ 0.0
total SFA	29.1	32.4	40.7	37.5	35.5	51.2	43.6	35.9
16:1n-7	7.9 $\pm$ 0.4	7.0 $\pm$ 0.2	4.5 $\pm$ 0.5	6.9 $\pm$ 0.5	2.0 $\pm$ 0.2	1.4 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.2
18:1n-7	4.0 $\pm$ 0.1	3.8 $\pm$ 0.1	2.6 $\pm$ 0.3	3.7 $\pm$ 0.1	3.7 $\pm$ 0.3	3.0 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.3	2.2 $\pm$ 0.3
18:1n-9	1.9 $\pm$ 0.2	2.6 $\pm$ 0.1	5.4 $\pm$ 0.4	3.4 $\pm$ 0.2	1.5 $\pm$ 0.0	1.4 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.2	1.3 $\pm$ 0.1
20:1n-11	0.4 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.3	0.4 $\pm$ 0.2	0.1 $\pm$ 0.0
20:1n-7	0.8 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1
20:1n-9	0.5 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.2	2.1 $\pm$ 0.2
other MUFA*	3.4	2.7	3.7	2.8	1.5	1.2	0.6	0.5
total MUFA	18.9	18.5	18.9	19.0	10.4	9.6	8.5	8.5
15:0iso	0.2 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.0	tr	tr	tr	tr
17:0anteiso	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0
17:0iso	0.4 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.0	1.0 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.1	1.1 $\pm$ 0.2
total BFA	0.6	0.4	1.2	1.5	1.2	1.2	1.6	1.3
18:2n-6	1.3 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.0	1.8 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.1
18:3n-3	2.0 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.0	2.4 $\pm$ 0.3	1.0 $\pm$ 0.2	0.6 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.1
18:4n-3	7.9 $\pm$ 0.4	7.7 $\pm$ 0.2	7.0 $\pm$ 1.4	4.5 $\pm$ 0.4	2.8 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.2	2.5 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.3
20:4n-3	1.0 $\pm$ 0.0	1.2 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 0.3	0.7 $\pm$ 0.1	0.6 $\pm$ 0.2	0.8 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.2	0.5 $\pm$ 0.1
20:4n-6	1.4 $\pm$ 0.1	1.1 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.0	2.5 $\pm$ 0.1	1.7 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.2	2.1 $\pm$ 0.2
20:5n-3	21.6 $\pm$ 0.9	19.2 $\pm$ 0.6	9.6 $\pm$ 1.8	18.2 $\pm$ 0.9	18.2 $\pm$ 0.4	12.5 $\pm$ 0.8	10.9 $\pm$ 0.6	14.8 $\pm$ 0.4
22:4n-6	1.2 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 0.3	0.8 $\pm$ 0.2	0.9 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0
22:5n-3	0.6 $\pm$ 0.0	0.4 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.1
22:5n-6	0.3 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.3	0.2 $\pm$ 0.0	0.8 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.1	1.1 $\pm$ 0.1
22:6n-3	9.0 $\pm$ 0.2	9.1 $\pm$ 0.4	12.0 $\pm$ 2.8	10.5 $\pm$ 1.1	21.1 $\pm$ 1.9	15.2 $\pm$ 1.4	24.1 $\pm$ 2.5	28.8 $\pm$ 1.3
other PUFA**	3.0	3.3	2.1	1.7	3.4	3.4	2.8	2.9
total PUFA	47.0	44.9	37.7	39.7	52.8	37.9	46.2	54.1
16:1/16:0	0.47	0.37	0.19	0.28	0.09	0.05	0.06	0.08
DHA/EPA	0.42	0.47	1.25	0.58	1.16	1.21	2.20	1.95

\* MUFA with amount < 1% (14:1, 14:1n-5, 16:1n-5, 17:1 )

\*\* PUFA with amount < 1% (16:2n-4, 18:2n-4, 18:3n-6, 20:2, 20:2n-6, 21:5n-3, 22:4n-3, 22:4n-9trans)

20:5n-3 (sum of contributions to PC1 = 35 %). The PC2 explained 22.6 % of the variance and separated the station 11 in central top of the plot. Variation along PC2 was influenced at 39 % by the 17:0iso, 18:3n-3, 20:1n-11 and 18:4n-3.

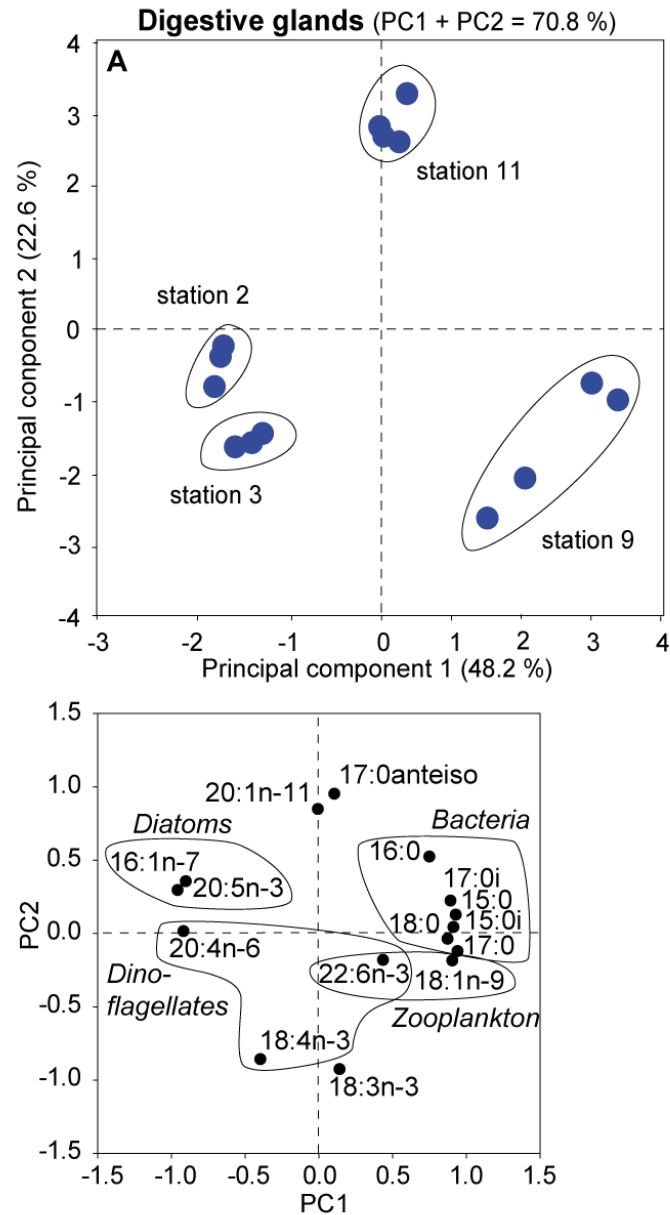


**Fig. 3.2:** Composition of selected fatty acids as biomarkers in digestive glands of *Pecten maximus* (ratio or % TFA  $\pm$  SD,  $n = 3$  or  $4$ ) in the four sampling stations. The selected fatty acids are those used as markers for consumption of diatoms, flagellates, zooplankton and bacteria. Significant tests denoted with asterisks (\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.0001$ ). Mean values with the same letter are not significantly different (one-way ANOVAs with Fisher post-hoc  $\alpha = 0.05$ ). Alphabetical order reflect values ranking.

Analysis of specific fatty acids or FA ratios in digestive glands (ANOVAs) revealed significant differences between stations (Fig. 3.2). The PCA revealed globally similar fatty acid compositions of digestive glands from stations 2 and 3 (Fig. 3.3), except for the low but significant differences for 16:1n-7 and 18:1n-9 fatty acids (Fig. 3.2). In comparison to other stations, digestive glands from station 9 had lower values of EPA (20:5n-3) and 16:1n-7, while they showed higher proportion of branched fatty acids (BFA), 15:0, 17:0 and 18:1n-9. Fatty acid composition of digestive glands from station 11 was globally similar to that of stations 3 but showed higher values for BFA, 15:0, 17:0, 18:4n-3 and 18:1n-9. The DHA/EPA ratio was  $< 1$  at stations 2, 3 and 11 while it was  $> 1$  at station 9 (1.25).

### 3.4.2 *Pecten maximus* adductor muscles

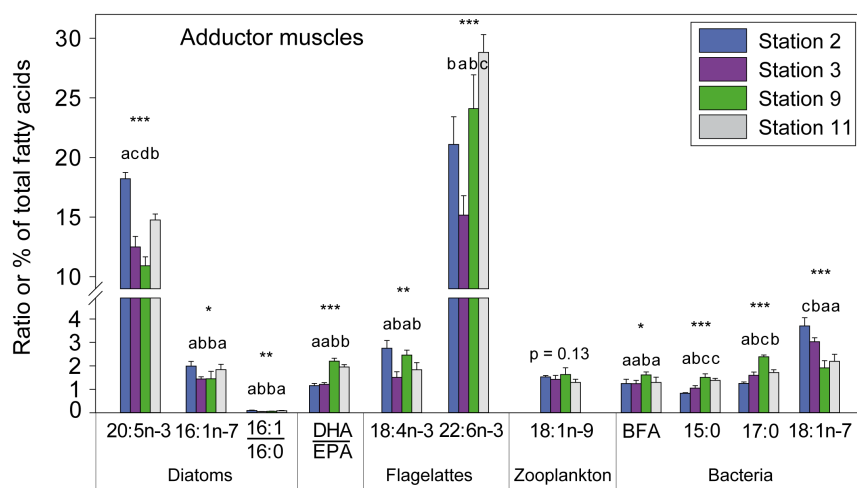
In muscle tissues, 24 fatty acids were detected with proportion  $> 1$  % in one sample at least (Tab. 3.1). The dominant fatty acids in muscle composition were



**Fig. 3.3:** Principal component analysis (PCA) of transformed proportional data of *Pecten maximus* digestive glands collected at the four sites along the depth transect: (A) PCA scores plot to show separation of individuals ( $n = 3$  or  $4$ ) among sites. Circles indicate sites that are significantly different as determined by one-way ANOVA performed on the scores; (B) PCA loadings ( $>0.5$  for at least one component) to show individual fatty acids that contribute to the separation among sites.

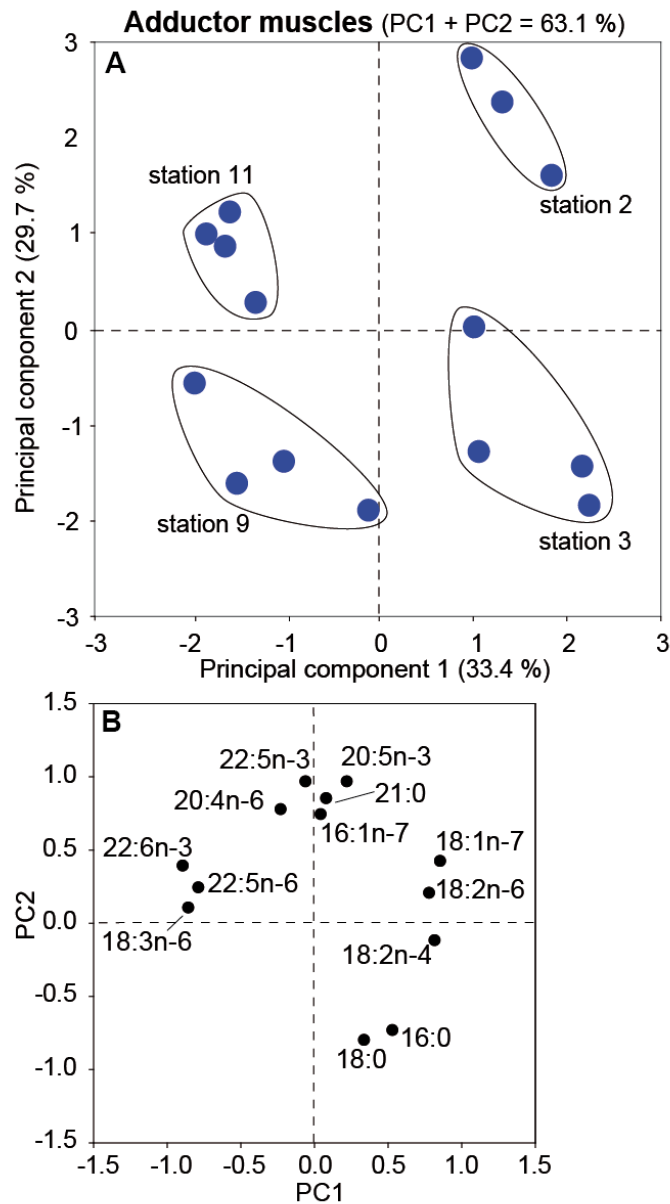
16:0 (21.4 - 31.0 %), 22:6n-3 (15.2 - 28.8 %) and 20:5n-3 (10.9 - 18.2 %). There were also high proportions of the saturated 18:0 (7.4 - 11.5 %).

The two first components of the PCA explained 63.1 % of the variance in the data set of the muscle fatty acids composition (Fig. 3.5). Spatial repartition of individual samples revealed homogeneity within samples from a same station and variability among stations. The PC1 explained 33.4 % of variance and clustered stations 9 and 11 on the left side of the scores plot and stations 2 and 3 on the right side. The fatty acids with higher contribution to PC1 axis were the PUFA 18:2n-4, 18:3n-6, 22:5n-3 and 22:6n-3, together with the MUFA 18:1n-7 (sum of contributions = 34.8 %). The PC2 explained 29.7 % and separated stations 2 and 11 on top and station 9 and 3 on bottom. Six fatty acids cumulated 40.7 % of variation, 20:5n-3, 22:5n-3, 21:0, 18:0, 20:4n-6 and 16:1n-7.



**Fig. 3.4:** Composition of selected fatty acid biomarkers in adductor muscles of *P. maximus* (ratio or % TFA  $\pm$  SD) in the four sampling stations. The selected fatty acids are those used as markers for consumption of diatoms, flagellates, zooplankton and bacteria. Significant tests denoted with asterisks (\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.0001$ ). Mean values with the same letter are not significantly different (one-way ANOVAs with Fisher post-hoc tests;  $\alpha = 0.05$ ). Alphabetical order reflect values ranking.

Apart from DHA (22:6n-3) and EPA (20:5n-3), fatty acids used as trophic markers had proportions lower than 5 % in the muscle samples (Fig. 3.4). Muscle samples from station 2 showed higher proportions of EPA than in other stations ( $p$ -values  $< 0.0001$ ). The DHA/EPA ratio was always higher than 1 (Tab. 3.1) and was higher in stations 9 and 11 than in stations 2 and 3 ( $p = 0.0098$ ). Stations 2 and 3 showed different values for every trophic marker FA except 18:1n-9 and the branched FA. Similarly, stations 9 and 11 showed different FA proportions except for the odd saturated 15:0.



**Fig. 3.5:** Principal component analysis (PCA) of transformed proportional data of *Pecten maximus* adductor muscles collected at the four sites along the depth transect: (A) PCA scores plot to show separation of individuals ( $n = 3$  or  $4$ ) among sites. Circles indicate sites that are significantly different as determined by one-way ANOVA performed on the scores; (B) PCA loadings ( $>0.5$  for at least one component) to show individual fatty acids that contribute to the separation among sites.



## 3.5 Discussion

We assessed the spatial variation in fatty acid compositions of the digestive gland and the adductor muscle of *Pecten maximus* between shallow and deep waters on the continental shelf of the Northern Bay of Biscay. The two functionally distinct tissues of *P. maximus* exhibited spatial differences and responded differently to characteristics of the sampling locations.

### 3.5.1 Spatial variation of food sources

The digestive glands exhibited distinct FA compositions with regard to sampling locations, as highlighted by the bilateral grouping in the PCA scores plot (Fig. 3.3). Scallops from the shallower locations 2 and 3 in the Bay of Brest were suggested to feed on the same diet mixture because their digestive gland exhibited similar FA compositions. Diatoms markers 20:5n-3 and 16:1n-7 dominated the pool of fatty acids in digestive glands, followed in lower amounts by dinoflagellates markers 22:6n-3 and 18:4n-3 (Tab. 3.1). These contributions suggest that the scallops from stations 2 and 3 ingested a diet mixture that was dominated by diatoms, with dinoflagellates as a secondary major component. In the Bay of Brest, phytoplanktonic blooms are dominated by diatoms species accompanied by nanodinoellagellates in a lower proportion (Ragueneau et al., 1994; Del Amo et al., 1997). In 2009, the presence of these phytoorganisms were confirmed by the occurrence of three blooms in the bay of Brest (SOMLIT data; <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>), and the closest record of biomass to our sampling date (early May) was up to  $\sim 3 \mu\text{m.L}^{-1}$ . Benthic diatoms were reported as a major possible source items in the Bay of Brest (Lorrain et al., 2002; Grall et al., 2006; Longphurt et al., 2007), and the respective contribution of benthic diatoms to diet of bivalves against pelagic diatoms remains to clarify. However, pelagic diatoms and benthic diatoms are characterized by similar FA signatures (Dalsgaard et al., 2003) which prevents the discrimination between the two origins.

In a mixed and shallow system such as the Bay of Brest, organic matter produced in the water column is also decomposed therein, supporting microbial communities (Jacq et al., 1985). The odd saturated and branched FA used as bacteria markers were in lower proportions in the digestive glands of *P. maximus* collected at stations 2 and 3 than in deeper stations, but these contributions were high enough to suggest that the bacteria could be a part in the diet mixture of the scallops.

Scallops from station 9 had a very distinct FA composition of their digestive glands than those collected in the Bay of Brest, with the odd saturated 17:0 and 15:0, the branched 15:0iso and 17:0iso, together with the 18:1n-9 and 20:5n-3 (EPA) being the main fatty acids counting for this distinction (Fig. 3.3).

In comparison to the scallops from shallow stations, the scallops from station 9 exhibited a much higher DHA/EPA ratio (1.25 at station 9 vs 0.42 and 0.47 at

stations 2 and 3). Following the work of Parrish et al. (2009), this ratio can be used to measure the relative dominance of diatoms (ratio < 1) or of dinoflagellates (ratio > 1). At station 9, the DHA/EPA could first be interpreted as the dominance of dinoflagellates in the diet mixture of scallops, but the DHA and 18:4n-3 contents (markers of dinoflagellates) were similar to the scallops from the shallow stations 2 and 3. The higher DHA/EPA was in fact only due to a much lower EPA content (9.6 % vs 21.6 % and 19.2 % at stations 2 and 3). The scallops at station 9 exhibited a higher contribution of 18:1n-9 (5.4 %) than those collected in the Bay of Brest (1.9 % and 2.6 %) which could be associated to DHA and 18:4n-3 as dinoflagellates markers in digestive glands of scallops (Napolitano et al., 1997). The lower contribution of these dinoflagellates may also reflect an available dinoflagellate species with low DHA content. The water column at station 9 is stratified year round due to a permanent thermocline (Puillat et al., 2004; Lazure et al., 2009). Such a stratified water column with no excessive turbidity denotes favourable conditions for growth of dinoflagellates (Margalef, 1978) and may support a relative influence of this microalgae class in the food diet of *P. maximus* at this station. Some of the bacteria markers (BFA and odd SFA) were amongst the main fatty acids counting for distinction between scallops from shallow and deep stations (Fig. 3.3), as they contributed more to the digestive glands of scallops at station 9. In addition to primary production, consumption and degradation processes takes place in the euphotic zone, and decaying organic matter is exported to bottom sediment as sinking particles. Resulting detritus and faecal pellets are the main organic matter input from surface layer to bottom water column, which could explain the enriched contribution of bacterial markers in the digestive glands of these scallops.

Digestive glands of scallops of station 11 (190 m) revealed similarities with both scallops from the Bay of Brest and scallops from station 9, as is reflected by their positions on the PCA plot (Fig. 3.3, A). Their FA 16:1n-7 and 20:5n-3 were in similar proportions to these of scallops collected at the shallow stations, while their high contents in 16:0 and in bacterial markers BFA make them closer to scallops from station 9. The low proportion of 18:4n-3 (4.5 %) in digestive glands of scallops at station 11 compared to station 9 (7.0 %) contributed to the position of station 11 on the top of PC2 axis (Fig. 3.3) and suggests a lower contribution of dinoflagellates (Napolitano et al., 1997). The FA composition of digestive glands of scallops from station 11 therefore indicates a diet composed of recent primary production dominated by diatoms, together with a contribution of bacteria component and a lower contribution of dinoflagellates when compared to station 9. The diet of the scallops at this station 11 on the edge of the Bay of Biscay shelf is most likely due to the enhanced production and sedimentation because of the input of cooler and nutrient-rich waters to the sea surface (Bergeron et al., 2010). The nutrient enrichment results in a highly productive area in surface waters and favourable condition for diatoms growth and bacterial production (Joint et al., 2001). The vertical mixing facilitates the export of surface production to-

wards deep water column, providing organic matter to support pelagic and benthic organisms (Bergeron et al., 2010; Duchemin et al., 2008) such as the scallops.

### 3.5.2 Transfer of trophic information in muscles

Fatty acids in muscles of Pectinidae are not considered to reflect the recently ingested diet, because they are primarily determined by endogenous processes such as energy transfer to gonad for gametogenesis (Napolitano and Ackman, 1993; Pazos et al., 1997b), and by environmental conditions other than diet, through cellular membrane adjustments to compensate for salinity or temperature changes (e.g. Telahigue et al., 2010; Silina and Zhukova, 2007). Napolitano et al. (1997) showed that FA of the digestive glands of *P. magellanicus* reflect the phytoplanktonic source before, during and after a bloom, whereas FA composition of the adductor muscles are practically unaffected by the quality of the available food.

In the current study, the DHA and EPA exhibited elevated amounts and DHA/EPA ratio was higher than 1 (see Tab.3.1), suggesting a diet mixture dominated by dinoflagellates at the four sampled stations. However the other usual FA used as food sources tracers all accounted for less than 5 % of the total FA of muscles, which made it difficult to interpret the results with a trophic point of view. In the Bay of Brest, where digestive glands of scallops from stations 2 and 3 suggested a recent ingestion of the same food items, the site specific relative proportions of the major FA 16:0, 20:5n-3, 22:5n-3, together with 18:0, 22:n-3 and 20:4n-6 (Tab. 3.1) suggested that scallops of station 2 were not under the same year-round environmental and physiological conditions than scallops of station 3. Because the turnover rate of the adductor muscle tissue was experimentally estimated to several months (Lorrain et al., 2002; Paulet et al., 2006), FA composition of this organ could be considered to reflect food components of the winter season. Station 3 is located near the strait of the bay where strong water exchanges with ocean occur, while station 2 is located at the Aulne river mouth, submitted to the low salinity and high terrestrial inputs in winter when river flow is at its maximum (Fig. 3.1). Terrestrial inputs are often identified in trophic studies through high contents of FA with more than 24 carbons and of PUFA 18:3n-3 and 18:3n-3, markers of vascular plants (Dalsgaard et al., 2003). These FA were not detected in significant amounts in muscles nor in digestive glands of station 2. Therefore, the FA composition of scallop muscles reported at station 2 would probably reflect particular environmental conditions of the water column, such lower salinity. Salinity stress was reported to induce lower food ingestion rates and less absorption efficiency of dietary biochemical components for *Argopecten purpuratus* (Navarro et al., 2006) when decreasing salinity. Salinity stress also induce preservation of PUFA in cellular membrane in order to conserve membrane fluidity and resist to lower salinities, as experimentally described in mantle and gills of *Flexopecten glaber* (Telahigue et al., 2010). These influences of low salinity could explain the

observed differences of FA compositions of muscles between scallops from stations 2 and 3, and the high content of PUFA in their muscle tissues (50.4 % versus 35.4 % at location 3).

At the marine dominated station 3, scallops muscles exhibited very low PUFA content in comparison to those from station 2 and from deep stations, mostly because of the elevated 16:0 and the surprisingly low levels of 22:6n-3. PUFA and particularly 22:6n-3 are considered to be physiological necessary for gametogenesis and embryogenesis for *P. maximus* (Soudant et al., 1996). Similarly, Palacios et al. (2005) described a selective mobilization of 22:6n-3 from the muscle tissues to the gonad for maturation of *Nodipecten subnodosus*. In the Bay of Brest, initial maturation and a facultative spawning of *P. maximus* can take place in early spring, when temperature and food supply increase (Devauchelle and Mingant, 1991; Saout et al., 1999). This coincides with the period when the scallops were sampled and could explain the low levels of 22:n-3 in scallops at station 3.

In deeper stations 9 and 11, muscles of scallops exhibited lower amounts of SFA and higher amounts of PUFA than in station 3. Shallow and deep scallops muscles were significantly separated by the PCA analysis (Fig. 3.5), suggesting an environmental impact on their FA composition. Stations 9 and 11 are at the depth limit of the spatial distribution of *P. maximus* over the European continental shelf (Brand et al., 2006), where temperature is  $\sim 11^{\circ}\text{C}$  year round (Pingree et al., 1982). The maximum depth where a species can be found is a biogeographical boundary of its distribution area (Osovitz and Hofmann, 2007), as well as the highest latitudes. Peck et al. (2009) showed that organisms sampled at their latitudinal limits exhibit a reduced metabolism, which should also apply for the depth limits. In comparison to scallops from the Bay of Brest where the temperature range is higher ( $10^{\circ}\text{C}$  to  $20^{\circ}\text{C}$ , Chauvaud et al., 2000), the deep scallops could be considered to be under metabolic cold adaptation, similarly to polar marine ectotherms (Peck, 2002).

As for the salinity stress response, an essential feature of cold temperature adaptation is the biochemical regulation of membrane fluidity (Sinensky, 1974), by accumulation of PUFA in cellular membranes (Crockett, 2008). Therefore, to compensate for year round cold water, scallops from the deep part of the continental shelf would have developed metabolic functions and physiological features suited to low temperature performance (Fujisawa et al., 2010). By comparing individuals of *Placopecten magellanicus* from two depth different sites (10 and 31 m) (Napolitano et al., 1992) concluded that the differences in their fatty acid compositions were related to the site-specific temperatures. If this was consistent in these shallow sites, we suggest that, given the water depths reached in the current study (190 m), the pressure of the water column may also influence the metabolic activity of scallops. However, we did not find available published work on impact

of pressure on fatty acid composition of pectinids and can not discuss further this hypothesis.

## 3.6 Conclusion

Across the depth range of spatial distribution of the great scallop *Pecten maximus*, we were able to identify the main food sources ingested by this species and also the influence of environmental factors on its metabolism. We used fatty acid compositions of their digestive glands to dissociate sampling areas where available food mixture is diatoms- or dinoflagellates-dominated. We also established the role of bacteria communities in the diet of deepest scallops. These food mixture results were consistent with the water column stratification and phytoplankton dynamics at the four sampled stations, such as the occurrence of a bloom in the Bay of Brest, the dinoflagellates dominance in the central shelf waters, and the highly productive area resulting of nutrient-rich waters at the edge of the shelf.

The FA compositions of muscles were obviously not reflecting the diet mixture available for scallops. FA composition of muscles appeared more reliable to indicate the influence of environmental conditions on the metabolic activity of scallops. For instance, food availability in the Bay of Brest could have initiated the maturation and / or spawning processes of scallops, resulting in a particular FA composition of muscles. Also, low salinity, water temperature and probably pressure at the depth limits of the distribution area of *P. maximus* may have affected PUFA content as a physiological adaptation.

The results presented here are consistent with previous studies on the pectinidae family, showing that the digestive gland of *P. maximus* incorporates dietary fatty acids whereas fatty acid compositions of the adductor muscles are primarily impacted by cellular functions of membranes and other environmental conditions than diet. These results strengthen the efficiency use of fatty acids in digestive glands as trophic markers in a such large scale study.

## Chapitre 4

Tendances côte-large des  
signatures isotopiques des  
consommateurs primaires,  
influence de la bathymétrie et des  
apports fluviaux

## Préambule

La compréhension du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers nécessite une connaissance de l'emprise spatiale des apports continentaux dans la mesure où ceux-ci représentent une source essentielle en éléments nutritifs pour la production primaire côtière d'une part, et une source supplémentaire de matière organique pour la production secondaire d'autre part. Dans les chapitres précédents, nous avons étudié les variations spatiales des sources trophiques disponibles pour les filtreurs benthiques sur un gradient bathymétrique le long du plateau continental au nord du Golfe de Gascogne, au niveau de la rade de Brest. Nous avons montré dans ce premier gradient des tendances particulières qui ont permis de proposer des hypothèses quant à l'utilisation des sources de matière organique par les filtreurs benthiques et sur l'influence des caractéristiques hydrologiques et des apports anthropiques.

Dans ce chapitre, nous avons utilisé les mêmes espèces de bivalves suspensivores dans un second transect côte-large, depuis les embouchures de la Vilaine et de la Loire jusqu'au bord du plateau continental. Ce deuxième transect est fortement influencé par les apports provenant de la Vilaine et de la Loire, le plus grand fleuve de France. Le débit moyen cumulé pour ces deux fleuves est supérieur à  $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ , alors que l'Aulne et la l'Elorn ne se déversent en rade de Brest qu'avec un débit moyen de  $36 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ .

Par ailleurs, il a été montré par des mesures de  $\text{CO}_2$  et de nutriments que la plume de la Loire peut atteindre les eaux de surface du milieu du plateau continental en hiver, lorsque les débits sont les plus élevés (de la Paz *et al.*, 2010; Guillaud *et al.*, 2008). Ces apports continentaux sont responsables de processus physiques, comme la stratification de la colonne d'eau, qui influencent la production phytoplanctonique et les niveaux trophiques supérieurs du système pélagique dans cette zone du Golfe de Gascogne (Bergeron *et al.*, 2010; Lunven *et al.*, 2005).

Ainsi, la problématique du travail présenté dans ce chapitre était, en utilisant les mêmes outils que dans le chapitre 2 (bivalves et isotopes stables), d'évaluer l'impact de la matière organique terrestre déversée par la Loire et la Vilaine sur le réseau trophique benthique à l'échelle du plateau continental. Pour appréhender cette problématique, nous avons utilisé les résultats présentés dans ce chapitre pour essayer de répondre aux questions suivantes :

- Considérant que les isotopes stables du C et du N des bivalves reflètent leurs sources trophiques, quelle est l'influence des apports provenant des fleuves sur la disponibilité et la variabilité des sources ? Et jusqu'à quelle distance de la côte et quelle profondeur l'influence terrestre peut-elle être détectée ?
- Le positionnement relatif des espèces les unes par rapport aux autres selon leur signature isotopique observé en rade de Brest est-il conservé ici ? Si oui, peut-on considérer qu'il s'agit d'une tendance générale liée à l'assimilation propre à chaque espèce et non à la variabilité des sources disponibles ?

- Enfin, les valeurs et les variations des signatures isotopiques des bivalves observées selon la profondeur en allant vers le large sont-elles similaires au transect nord ? Là encore, est-ce une particularité géographique ou un patron général ?

Les résultats obtenus ici et leur confrontation à ceux du gradient de la rade de Brest permettront d'évaluer l'efficacité des bivalves filtreurs comme traceurs environnementaux d'un point de vue plus global.



## Sommaire

---

<b>Préambule . . . . .</b>	<b>63</b>
<b>4.1 Abstract . . . . .</b>	<b>63</b>
<b>4.2 Introduction . . . . .</b>	<b>64</b>
<b>4.3 Materials and methods . . . . .</b>	<b>66</b>
<b>4.4 Results . . . . .</b>	<b>69</b>
4.4.1 Freshwater POM, bottom POM and SOM : spatial variations and origins of organic matter . . . . .	69
4.4.2 Inter and infra specific spatial variability of isotopic signatures of filter-feeding bivalves. . . . .	73
4.4.3 Depth variations of isotopic differences between primary consumers and SOM and POM as food sources . . . . .	75
<b>4.5 Discussion . . . . .</b>	<b>77</b>
4.5.1 POM and SOM sources . . . . .	77
4.5.2 Influence of terrestrial signal on isotopic signatures of benthic primary consumers . . . . .	80
<b>4.6 Conclusion . . . . .</b>	<b>82</b>

---

## INSHORE-OFFSHORE TRENDS IN STABLE ISOTOPE SIGNATURES OF PRIMARY CONSUMERS ON THE CONTINENTAL SHELF OF THE BAY OF BISCAY.

Caroline Nérot<sup>a</sup>, Nicolas Savoye<sup>b</sup>, Jacques Grall<sup>c\*</sup>, Yves-Marie Paulet<sup>a</sup>, Anik  
Brind'Amour<sup>d</sup>, Anne Lorrain<sup>a</sup>, Hervé Le Bris<sup>e</sup>

<sup>a</sup> LEMAR, UMR CNRS/UBO/IRD 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>b</sup> Université de Bordeaux et CNRS, UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 rue du Pr Jolyet, 33120 Arcachon, France

<sup>c</sup> Observatoire des Sciences de l'Univers, UMS 3113, Institut Universitaire Européen de la Mer, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France

<sup>d</sup> Ifremer, Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, Rue de l'île d'Yeu, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

<sup>e</sup> Université Européenne de Bretagne, UMR 985 Agrocampus Ouest, Inra « Ecologie & Santé des Ecosystèmes », Ecologie halieutique, Agrocampus Rennes, 65 rue de St Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France

\* Corresponding author: E-mail address: [Jacques.Grall@univ-brest.fr](mailto:Jacques.Grall@univ-brest.fr)

Article en préparation pour soumission à **Marine Ecology Progress Series**.

### 4.1 Abstract

The spatial variations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of organic matter among benthic filter-feeders were investigated from the mouths of the Loire and the Vilaine Rivers to the edge of the continental shelf of the northern Bay of Biscay (NE Atlantic Ocean) to determine spatial variation in utilization of organic matter by benthic consumers, with a particular focus on the riverine influence.  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were measured in muscle tissues of four filter-feeding mollusk species (epifaunal: *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*; infaunal: *Glycymeris glycymeris*, *Laevicardium crassum*) and in particulate organic matter of bottom water and sediments along a water-depth gradient from 5 to 155 m.  $\delta^{13}\text{C}$  values of benthic animals were constant in the first 30 m of coastal area and decreased in deeper stations, whereas  $\delta^{15}\text{N}$  values were constant in the entire coastal area (i.e. down to ~50 m) and decreased in offshore waters.

Using the dual isotope values in mixing models, the relative contributions of potential sources of organic matter to the particular and sedimentary organic matter (POM and SOM) were estimated. Coastal and offshore POM was clearly dominated by marine producers, both pelagic and benthic, while proportions of terrestrial carbon and nitrogen were less than 20 %. SOM exhibited strong terrestrial signatures as far as the 50 m isobath, doubtless because of the Loire material

deposited from the river discharge. Resuspended benthic microalgae were an important source of energy in the shallow coastal stations and were probably preferentially consumed over organic matter of terrestrial-origin. Marine phytoplankton that utilized  $^{15}\text{N}$ -rich nutrients from the river flow was also suggested to be consumed by coastal benthic bivalves.  $\delta^{13}\text{C}$  values suggested that the diet of offshore benthic bivalves may be dominated by marine phytoplankton. However, muscle  $\delta^{15}\text{N}$  values were much lower than those of POM and SOM, which may result from low metabolic rates and non-classic trophic enrichment in species inhabiting deep waters.

Because similar isotopic signature depth trend was described in a previous study conducted on another transect in the Bay of Biscay, this may be a more general pattern and not a site-specific situation. Furthermore, the bivalves exhibited inter-specific differences for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  trends similar to those observed in the first transect, suggesting a more general pattern in trophic enrichment for these species. The results obtained at the two locations allowed to confirm that as is often assumed, the feeding processes and metabolic influence on the source-consumer relationship should both be considered when using stable isotopes in benthic filter feeders as recorders of stable isotope baseline variations.

## 4.2 Introduction

Coastal ecosystems link continents and oceans. They receive dissolved material from continental inputs that enhance coastal primary production and subsequently, the secondary production. Continental particulate material, as a supplementary source of organic matter, also improves coastal secondary production. Several studies concluded that coastal ecosystems, from inner estuaries to continental shelves, are effective filters for terrestrial and riverine organic inputs in the global carbon cycle (Chen and Borges, 2009; de la Paz et al., 2010), which seats coastal ecosystems as a place where continental inputs are trapped and transformed.

A coastal ecosystem can be subdivided in two major regions (Rabouille et al., 2001) (1) the coastal area receiving riverine inputs of particulate and dissolved matter, and (2) the offshore area which corresponds to the shelf and is dominated by exchanges with the open ocean and inputs from the coastal area. The overall functioning of the pelagic ecosystem has been shown to be strongly dependent on riverine discharge rates in both areas, through salinity and nutrient measurements in surface waters (Guillaud et al., 2008) and through mesozooplanktonic enzymatic activities (Bergeron et al., 2010). Because the benthic food web depends on the production and availability of organic matter resources from both the water column and the sediment-water interface (Grall et al., 2006; Grippo et al., 2011), the contribution of terrestrial inputs to the pelagic system should reverberate on the benthic communities (e.g. Chanton and Lewis, 2002).

Stable isotope ratios of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) can be efficient tracers to assess the spatial variability of the contributions between river inputs, microalgal resources and benthic consumers. These trophic tracers are broadly used for ecological studies with an emphasis on trophic pathways and energy flows in marine systems (DeNiro and Epstein, 1978, 1981; Peterson and Fry, 1987; Van der Zanden and Rasmussen, 1999).

However, turnover rates of microalgal primary producers are very high and subjected to numerous spatial and temporal variations (Jennings et al., 1997; Post, 2002). Bivalves have been used for their capacity to integrate some of the seasonal variations in primary production (Bode et al., 2006; Fukumori et al., 2008; Barnes et al., 2009). The suitability of this method has been broadly confirmed in local scale studies (e.g. Riera and Richard, 1996; Grippo et al., 2010; Kostecki et al., 2010; Nadon and Himmelman, 2010) but in less numerous large scale studies (e.g. Fry, 1988; Le Loc'h et al., 2008; Barnes et al., 2009).

In a first study, we investigated spatial variations of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in adductor muscle of filter-feeder bivalves along a depth gradient from the bay of Brest to the continental shelf break on the North-Western part of the North-Biscay continental shelf (Nérot et al., accepted). We described trends and gave hypothesis on the use of primary sources and the role of physical characteristic and anthropogenic influence.

This new study focuses on the same organisms, but is based on a second transect situated from the Vilaine and Loire river mouths to the continental shelf break. The two locations are clearly contrasted in terms of river inputs as revealed by the mean cumulated freshwater annual flow :  $36 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$  from the Elorn and Aulne rivers in the first study, and more than  $1000 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$  in this second study ( $72$  and  $931 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$  for Vilaine and Loire rivers, respectively).

The objective of this study are i) to define the trends in stable isotope signatures of bivalve muscles along a coastal-shelf break depth gradient with a particular focus on the Loire and Vilaine influence ii) to compare these trends to those already described in a previous study from another location on the continental shelf less submitted to riverine influence, and, iii) to analyse these trends as general patterns reflecting benthic ecosystem functioning in relation to terrestrial and oceanic influences.

The questions are:

Assuming that C and N stable isotope signatures of filter-feeder bivalves reflect their potential trophic sources, down to what depth can the terrestrial influence extend?

Do filter-feeder bivalves present similar interspecific differences for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  trends regardless of geographic location?

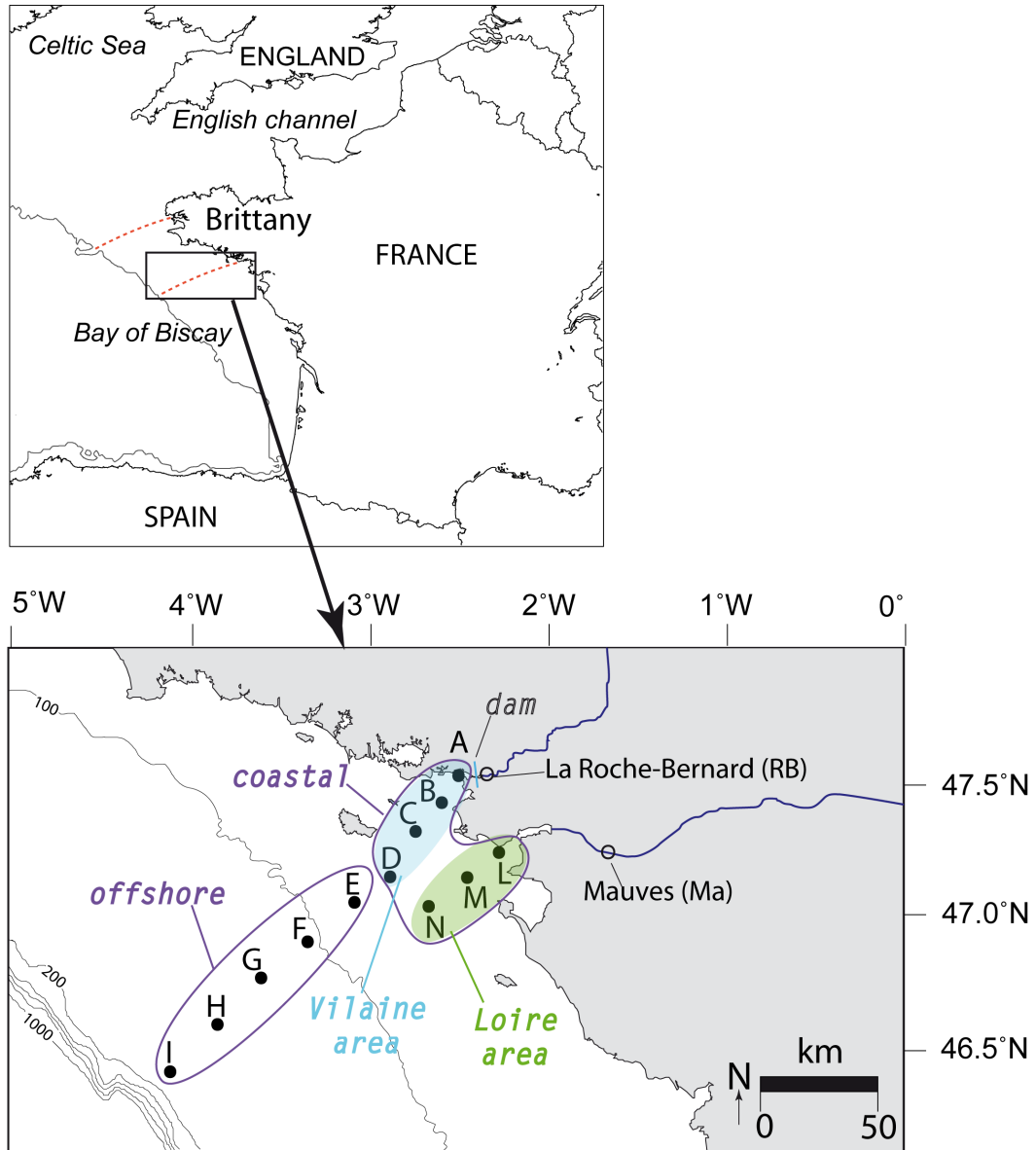
Is the C and N muscle signature depth trend described in a first study corroborated? Do we face a more general pattern?

### 4.3 Materials and methods

The study was conducted along the French coast of the Bay of Biscay, from the Vilaine and the Loire estuaries to the limit of the continental shelf (Fig. 4.1). Sampling has been designed in order to i) compare  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of POM, SOM and benthic fauna in two shallow coastal areas (5-50m depth) supposed to be influenced by the Vilaine river (stations A, B, C, D) and by the Loire river (stations L, M, N) respectively, ii) study these signatures along a coastal-continental margin transect (5-155m). The Loire and Vilaine are two major rivers on the French northern Atlantic coast. They notably differ in draining area (Loire : 117000 km<sup>2</sup> ; Vilaine : 10500 km<sup>2</sup>), length (Loire : 1013 km ; Vilaine : 218 km) and water flow, but also intensity of human activity in their surroundings (harbour and ship building for Loire estuary). In addition, the flow from the Vilaine is limited by a dam (located in the downstream vicinity of station RB on Figure 4.1).

Samples were collected during three scientific cruises in April and September 2009 for the coastal area, and in June 2010 for the coastal and offshore areas. Benthic fauna was sampled using a beam trawl (2.9 m wide and 0.5 m high opening, mesh 1 cm), an otter trawl (average 11 m wide by 2.5 m high opening, mesh 6 and 2.4 cm) or a scallop dredge (2 m wide, mesh 5 cm). Sampled benthic fauna was sorted to collect filter feeding bivalve specimens. In the studied transect, bivalve species samples were dominated by the scallops *Aequipecten opercularis* (n = 73) and *Pecten maximus* (n = 69) and the clams *Glycymeris glycymeris* (n = 28) and *Laevicardium crassum* (n = 20). Other species (*Acanthocardia echinata*, *Venus casina*, *Spisula spisula*) were too scarce to be taken in account in the current study (n < 10). Adductor muscle tissues of individuals were dissected for each species on board and were stored at 20°C. Back to the lab, samples were freeze-dried and then ground into powder. Ca. 250 µg of muscle samples were then directly weighed in tin capsules for isotopic analysis.  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of bivalves muscle tissues were measured at the Stable Isotopes in Nature Laboratory (New Brunswick, Canada) using a Costech 4010 elemental analyzer coupled to either a Finnigan Delta Plus or a Finnigan Delta Plus XP mass spectrometer.

Bottom seawater was sampled at the same stations, 1 m above the sediment, using Niskin bottles to collect particulate organic matter (POM) for the determination of its elemental and isotopic signatures. In the coastal area, the surface water was also sampled, 1 m below the sea surface. At station I, and only in June 2010, surface water was sampled for determination of POM isotopic signature of the marine offshore component. Freshwater was sampled 1 m below the surface using plastic tanks at La Roche-Bernard (RB) in the Vilaine River and at Mauves (Ma) in the Loire River, also for the determination of POM elemental and isotopic signatures (river end-members). Water was filtered until collapse of the filter or



**Fig. 4.1:** Map of the sampled area. Letters represent sampled stations. Fresh-water stations are La Roche-Bernard (RB) in the Vilaine river, and Mauves (Ma) in the Loire River. Red dashed lines in the top panel show the two depth transects studied in this study and in [Nérot et al. \(accepted\)](#).

during a maximum of 30 minutes. Filtered volumes ranged from 95 to 670 mL in river stations and from 100 to 4750 mL in marine stations. Filters were rinsed with distilled water and stored in pre-combusted aluminium foils at -20°C until their preparation for analysis. Processing of water samples filters for isotopic analysis is described in [Nérot et al. \(accepted\)](#).

Sediments were collected at the same sampling stations using a Van Veen grab (0.1 m<sup>2</sup>). The surface of sediments from the grab was scrapped gently and stored frozen in glass vials or aluminium boxes (3 replicates per site). In the laboratory, sediments were freeze-dried, sieved (500 µg mesh) and the sieved fraction was ground into powder. For C isotopic composition, sediment powder was weighted in silver cups, decarbonated using 1.2N HCl ([Kennedy et al., 2005](#)). Cups were then folded and placed in a tin capsule for isotopic analysis. Concurrently, the sediment samples were weighted in tin capsules for N isotopic composition without further processing.

$\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of POM (filters) and SOM were measured at the LIENSs laboratory (La Rochelle, France) using an elemental analyzer (EA; NC2500, Carlo Erba®) coupled to an isotope ratio mass spectrometer (IRMS; Isoprime, GV Instruments®). Isotopic results are expressed in standard  $\delta$  notation based on international standards (Vienna Pee Dee Belemnite for  $\delta^{13}\text{C}$  and N<sub>2</sub> in air for  $\delta^{15}\text{N}$ ) following the formula:  $\delta^{13}\text{C}$  or  $\delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}})-1] \times 10^3$  (in ‰), where R is  $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ . Analytical precision based on isotope values of the acetanilide (Thermo Scientific) was < 0.15 ‰ both for carbon and nitrogen. Isotopic results for POM, SOM and consumers will be given as on mean of results obtained from the three sampling cruises to obtain an annual estimate.

As a quantitative approach for estimating the relative contribution of organic matter sources to bottom waters and sediment, we used a dual isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ), 4 sources mixing model (IsoSource, [Phillips and Gregg, 2003](#)); this model provides the range of possible source contributions to a mixture or organic matter pool when there are too many sources to allow a unique solution. Contrarily to studies using IsoSource for determination of food sources to the diet of a consumer and that use a trophic enrichment shift, no fractionation factor was considered here. The specified increment used to calculate all possible combinations of source proportions was 3 ‰, and the specified tolerance for the linear mixing model was 0.8 ‰, corresponding to the standard deviation calculated on data of POM and SOM.

Organic matter sources considered here were marine POM from the surface of station I, the surface coastal POM (average of data for all coastal stations), the two river POM and the microphytobenthos (MPB). The MPB source was not sampled during our cruises so its isotopic values are averages from literature data ([Dubois et al., 2007b](#); [Kharlamenko et al., 2008](#); [Kostecki et al., 2010](#)). Contributions of these sources were determined for bottom POM and SOM for each sampling cruise



and then averaged to obtain an annual pattern of the spatial variations of each source contribution. The Vilaine POM river end-member was considered as a potential source only for stations A, B and C (contribution of the Vilaine POM was previously tested at other coastal stations but observed values were lower than the tolerance value entered in the model and were thus considered as non significant). The Loire POM river end-member was entered in IsoSource for all stations. The MPB was considered as a potential source only in the coastal area because benthic primary production is limited by the light extinction depth, which is estimated at  $\sim 30$  m in the Bay of Biscay (Lunven et al., 2005; Le Boyer et al., 2009). The surface coastal POM was used as an end-member for all stations. Finally, the marine POM end-member was applied to all stations except those in the Vilaine mouth vicinity (A and B) because the inner bay of Vilaine is protected from marine inputs by a line of islands and a rocky barrier (Le Bris and Glémarec, 1996).

All data were log-transformed to approach normality and variance homogeneity for statistical analysis. Statistical analyses were performed with Stat Graphics software (v.5.1, Statistical Graphics Corp). All spatial differences within data were tested using ANOVA. Differences between stations were highlighted by post-hoc LSD Fisher test. In the results section, all given p-values are from ANOVA results.

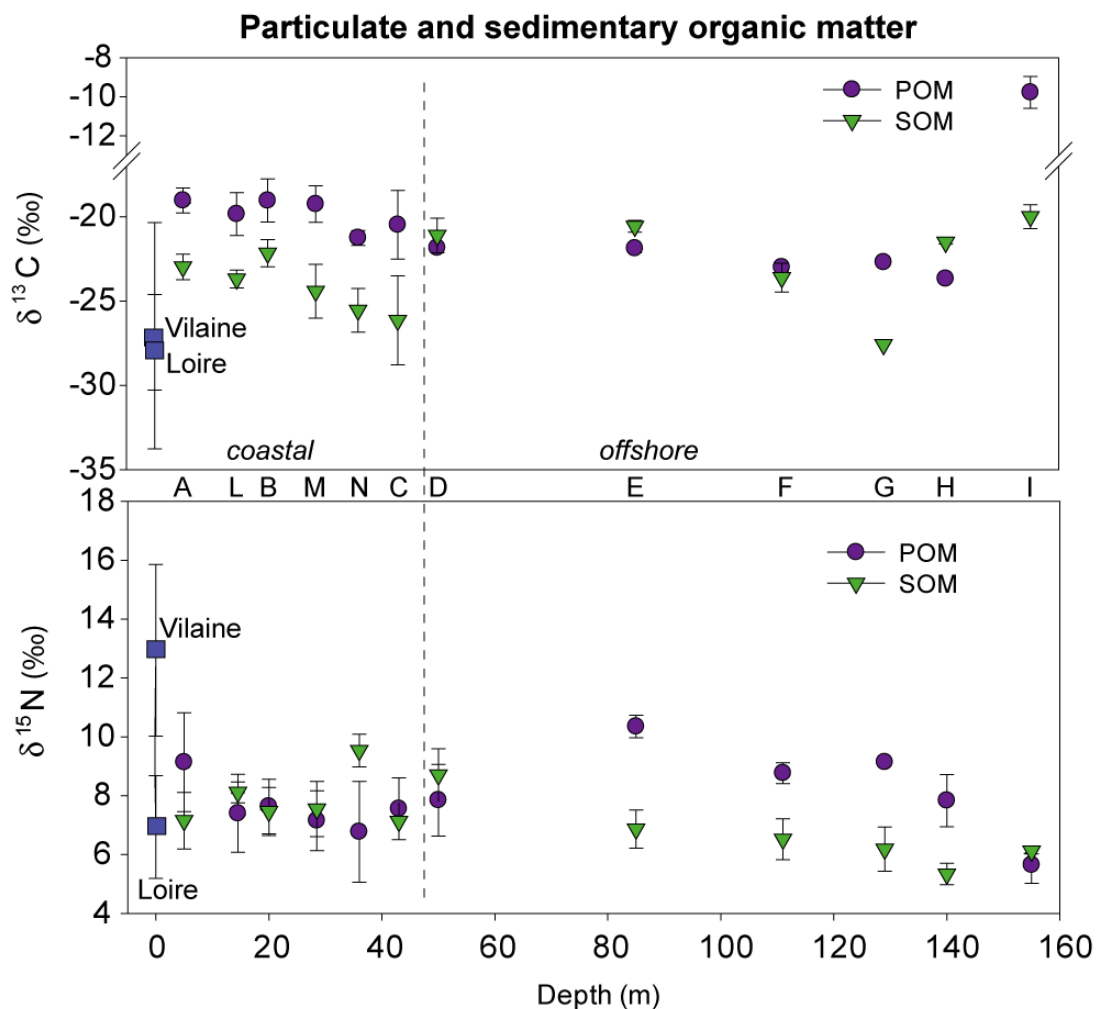
## 4.4 Results

### 4.4.1 Freshwater POM, bottom POM and SOM: spatial variations and origins of organic matter

Overall,  $\delta^{13}\text{C}$  values of freshwater POM were lower in the Vilaine than in the Loire ( $-31.1 \pm 2.1$  ‰ and  $-27.4 \pm 3.0$  ‰;  $p = 0.0149$ ) and  $\delta^{15}\text{N}$  values in the Vilaine were significantly higher than in the Loire ( $13.8 \pm 3.0$  ‰ and  $6.9 \pm 1.9$  ‰;  $p < 0.0001$ ).

Mean C and N isotopic ratios of bottom POM showed spatial variability (Fig. 4.2). POM  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from  $-19.1 \pm 0.8$  to  $-21.8 \pm 0.2$  ‰ in the coastal area and from  $-21.9 \pm 0.3$  to  $-23.7 \pm 0.1$  ‰ offshore. They were constant in shallow coastal stations  $< 30$  m ( $p = 0.41$ ) and decreased between 30 m and 140 m ( $p = 0.0047$ ). Results at stations I were surprisingly very high (155 m,  $-9.8 \pm 1.0$  ‰). As triplicates gave similar results, this high value may not be due to sampling nor analytical issues. Nevertheless, because this value is anomalously high, it has not been included in the following analyses. POM  $\delta^{15}\text{N}$  values were similar in the coastal area (range from 6.8 to 7.8 ‰,  $p = 0.36$ ), except for a high value at station A ( $9.4 \pm 0.8$  ‰). In the offshore area, POM at station E exhibited very high  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $10.3 \pm 0.3$  ‰) and then decreased with water depth down to station I ( $5.6 \pm 0.8$  ‰,  $p = 0.0002$ ). Within the coastal area, there was no difference between the Vilaine (stations A,





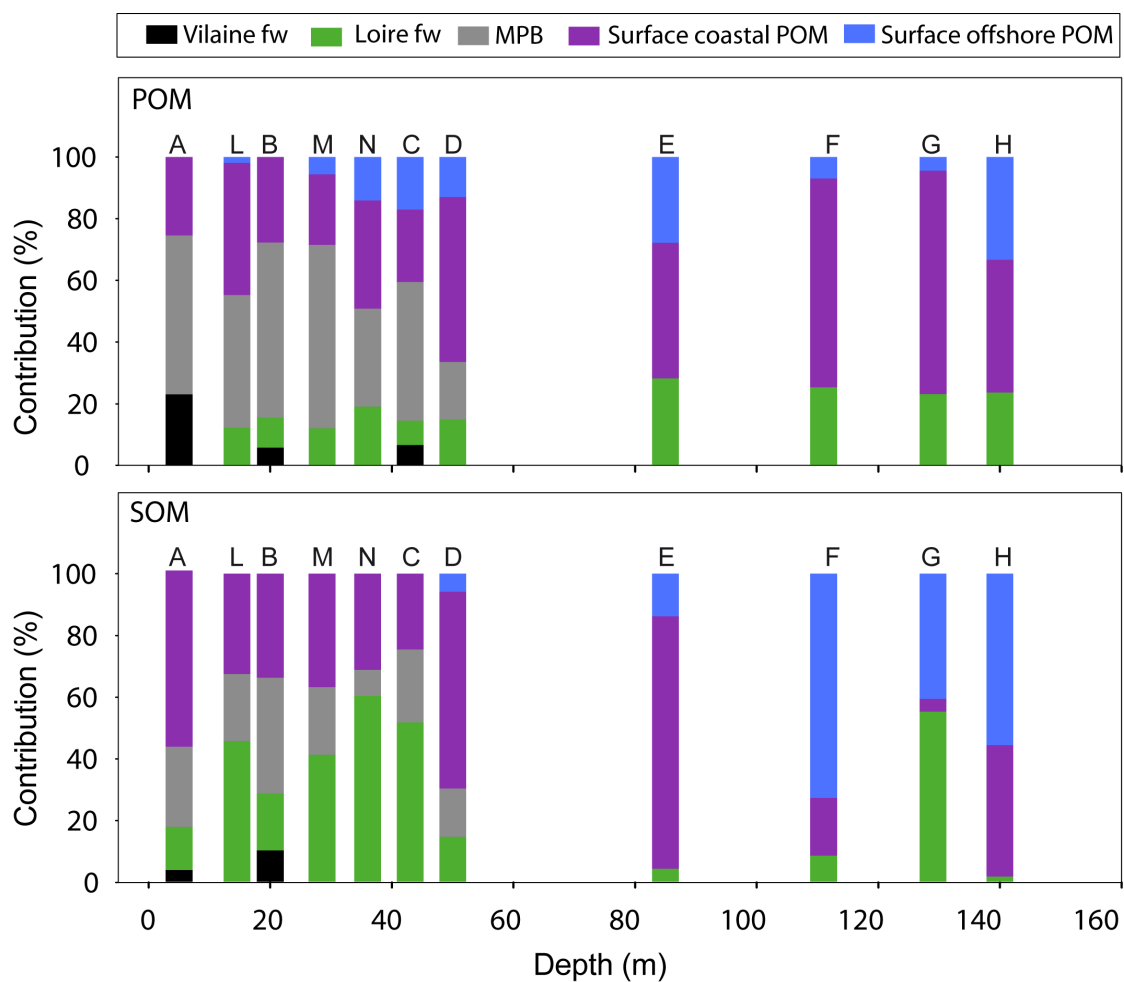
**Fig. 4.2:** Depth variations of mean stable isotopes ratios ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\pm$  SD) of particulate organic matter in bottom waters (POM, purple circles), sedimentary organic matter (SOM, green triangles) and the Vilaine and Loire freshwater POM (blue squares), with major trends showed with lines (not mathematical regressions). The vertical dashed line shows the approximate limit between coastal and offshore areas ( $\sim 50$  m depth). The letters show stations as in Fig. 4.1.

B, C, D) and the Loire (stations L, M, N) areas for the  $\delta^{13}\text{C}$  values of POM ( $p > 0.55$ ). Except for stations A, the POM  $\delta^{15}\text{N}$  values were not significantly different between the Vilaine area and the Loire area (from 6.8 to 7.8 ‰;  $p = 0.090$ ).

SOM  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from  $-20.0 \pm 0.7$  to  $-27.7 \pm 0.2$  ‰ and were very variable with water depth (Fig. 4.2). They decreased of 1.8 ‰ with depth in the coastal area, down to station C (43 m,  $p = 0.0007$ ). The offshore values were higher and exhibited no depth pattern from station D to I (from 55 to 155 m depth,  $p = 0.45$ ) if station G is excluded. SOM  $\delta^{15}\text{N}$  values varied from  $5.3 \pm 0.4$  to  $9.5 \pm 0.6$  ‰.  $\delta^{15}\text{N}$  values of SOM significantly varied with depth ( $p = 0.0003$ ), with higher values (mean 7.8 ‰) that increased in the coastal area and lower offshore values that decreased from station D (50 m, 8.7 ‰) to station I (155 m, 6.1 ‰). While SOM  $\delta^{13}\text{C}$  values were significantly higher in the Vilaine area than in the Loire area ( $p = 0.039$ ), SOM  $\delta^{15}\text{N}$  values were similar in both areas (mean 7.8 ‰;  $p = 0.12$ ). POM values were higher of  $\sim 3.3$  ‰ than SOM values in the coastal area ( $p < 0.0001$ ) while they were similar to those measured in offshore area ( $p = 0.119$ ). POM  $\delta^{15}\text{N}$  values were generally higher than SOM values but the differences between these two compartments were low in coastal stations (0.80 ‰) and high in offshore stations (2.15 ‰).

Contributions of different organic matter sources (Loire and Vilaine freshwater, microphytobenthos MPB, coastal surface POM and offshore surface POM marine POM) to bottom POM and SOM were determined within the sampling area with the Isosource model (Fig. 4.3). Isotopic ratios of two sources were fixed over the analysis: MPB  $\delta^{13}\text{C} = -16.5$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 7.5$  ‰, marine POM  $\delta^{13}\text{C} = -23.8$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 6.4$  ‰. In bottom POM (Fig. 4.3 Top), the MPB was the major organic matter source at all coastal stations (from 32 to 59 %) except station D (19 %) and tended to decrease with distance from the coast. In the Vilaine area, freshwater POM from the river contributed to 23 % of bottom POM at station A and to less than 7 % at stations B and C. The Loire freshwater POM contribution to bottom POM of the coastal area ranged from 8 to 19 %, with higher values in the Loire area stations. In all coastal stations, the surface coastal POM contributed for 23 to 54 % to bottom POM. The offshore marine POM contribution was notably detected at station M (6 %) and increased with distance from the mouth of the estuary up to 17 %. In offshore stations (E, F, G, H), the major component of bottom POM was determined to be surface coastal POM (from 43 to 72 %). The freshwater POM from the Loire contribution ranged from 23 to 28 %, which is more than in the coastal area. The marine offshore POM exhibited high contributions at stations E and H (28 and 33 % respectively) and lower contribution at station F and G (4 and 7 %). Among offshore area, there was no spatial pattern of bottom POM composition.

In SOM of coastal area (Fig. 4.3 bottom), all stations exhibited similar sources, except for station D that was closer to offshore stations. The Loire freshwater POM



**Fig. 4.3:** Spatial variability of organic matter sources contribution (%) to particulate organic matter in bottom waters (POM, top) and to sediment organic matter (SOM, bottom). Refer to Fig. 4.1 for location of sampling stations (letters). Sources: Vilaine and Loire freshwater POM (fw), microphytobenthos (MPB), surface coastal POM, surface offshore POM.

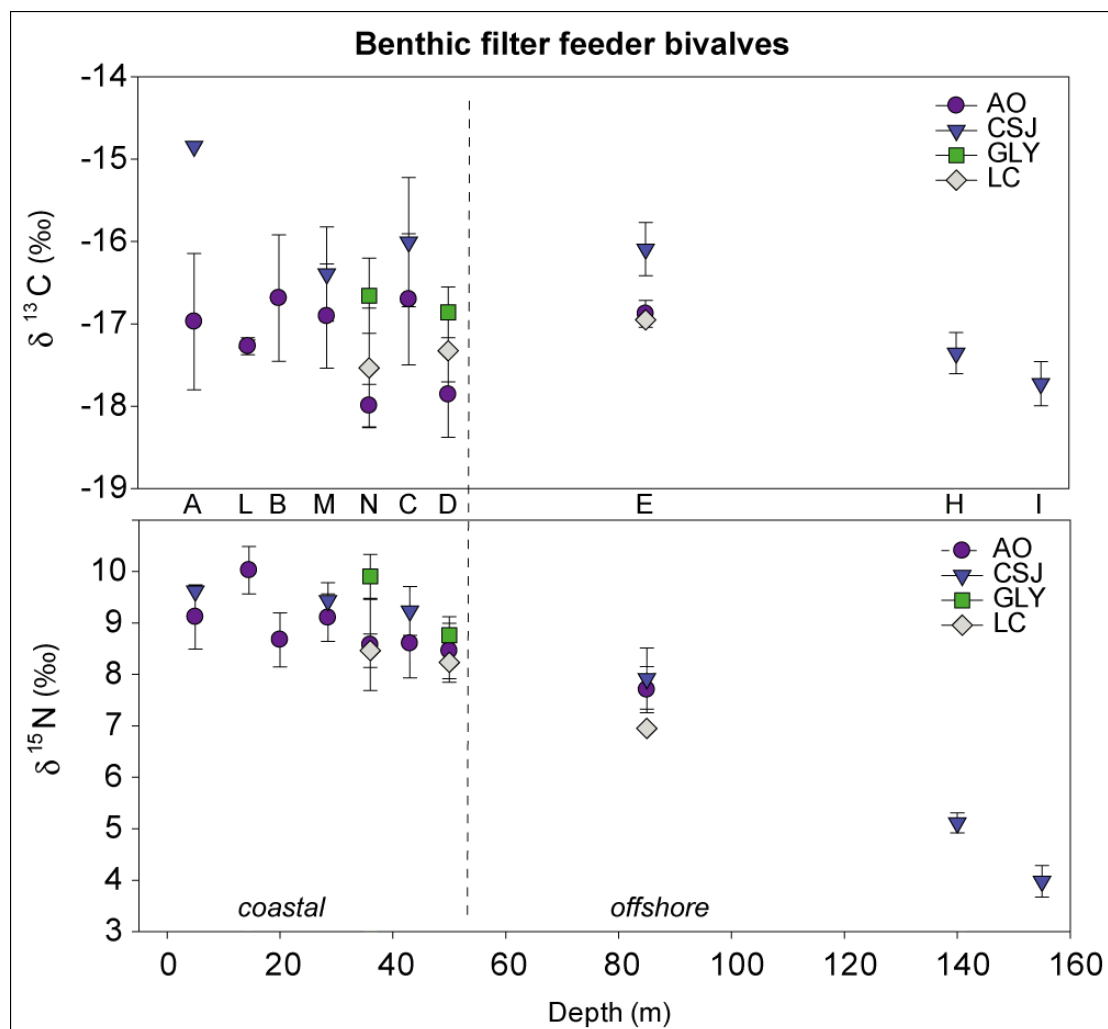
was the major component, where contributions tended to increase with depth until station C (from 14 to 60%). The surface coastal POM and MPB were the two other major components of SOM in the coastal area, with their contributions ranging from 25 to 57 % for surface POM and 8 to 38 % for MPB. Contribution of the Vilaine freshwater POM was lower than 10 % and restrained to stations A and B. There was no contribution of the marine offshore POM to the SOM of the coastal area. In offshore area, SOM from station E exhibited 82 % of surface POM. The other stations revealed a higher contribution of the marine offshore POM (from 41 to 73 %). Freshwater POM from the Loire exhibited low contribution ( $< 10$  %) except at station G where it counted for 55 % of the SOM. Thus, while coastal SOM compositions are quite stable, offshore results exhibited a higher spatial variability in the offshore area.

#### 4.4.2 Inter and infra specific spatial variability of isotopic signatures of filter-feeding bivalves.

Bivalve species sampled were dominated by the scallops *Aequipecten opercularis* ( $n = 73$ ) and *Pecten maximus* ( $n = 69$ ) and by the clams *Glycymeris glycymeris* ( $n = 28$ ) and *Laevicardium crassum* ( $n = 20$ ). These four species were not found all together at every station, but were randomly present from the coast to the 100 m-isobath. Only *P. maximus* was found at the deepest stations H and I.

The isotopic signature of benthic filter-feeding bivalves varied among sampling locations, with less variability between species within a station than between stations within a species (Fig. 4.4). *P. maximus* showed the larger ranges of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $-17.7$  to  $-14.9$  ‰ and  $4.0$  to  $9.5$  ‰ respectively), mostly because of the individuals sampled in the deep stations H and I (140 and 150 m depth respectively). Between the coastline and the 100 m isobath, the four species exhibited a ranking following a  $\delta^{13}\text{C}$  gradient ( $p < 0.0001$ ). *P. maximus* was characterized by higher  $\delta^{13}\text{C}$  values (mean  $-16.1$  ‰). *G. glycymeris* showed slightly lower  $\delta^{13}\text{C}$  values (mean  $-16.9$  ‰), while *A. opercularis* and *L. crassum* similarly had the lowest  $\delta^{13}\text{C}$  values (means  $-17.2$  and  $-17.4$  ‰ respectively). There was also a  $\delta^{15}\text{N}$  gradient between the four species ( $p < 0.0001$ ). *P. maximus* and *G. glycymeris* had similar and the highest values (means  $9.1$  and  $9.3$  ‰). *L. crassum* had the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values (mean  $8.1$  ‰) and  $\delta^{15}\text{N}$  values of *A. opercularis* (mean  $8.8$  ‰) was intermediate between these two groups.

The spatial variability and relation to depth were tested for isotopic signatures of the four species (Tab. 4.1, Fig. 4.4). Significant spatial variability and depth decrease of  $\delta^{13}\text{C}$  values was observed when all species were considered, but only *A. opercularis* showed spatial differences within the 100 m-isobath and *P. maximus* was the only species to exhibit depth related decrease of  $\delta^{13}\text{C}$  values when the low values at stations H and I are included. Conversely, all species showed significant



**Fig. 4.4:** Depth variations of mean stable isotopes ratios ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\pm$  SD) of benthic bivalves : AO = *Aequipecten opercularis*; CSJ = *Pecten maximus*; GLY = *Glycymeris glycymeris*; LC = *Laevicardium crassum*. Major depth trends are showed with dark lines (not mathematical regressions). The vertical dashed line shows the approximate limit between coastal and offshore areas ( $\sim 50$  m depth). The letters show stations as in Fig. 4.1.

**Tab. 4.1:**  $p$ -values of ANOVA tests for spatial variation, depth relation and differences between the Loire and Vilaine areas in the isotopic ratios ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of bivalves within all stations. For *Pecten maximus*, tests were also processed only on coastal samples. Abbreviations are used in the figures.

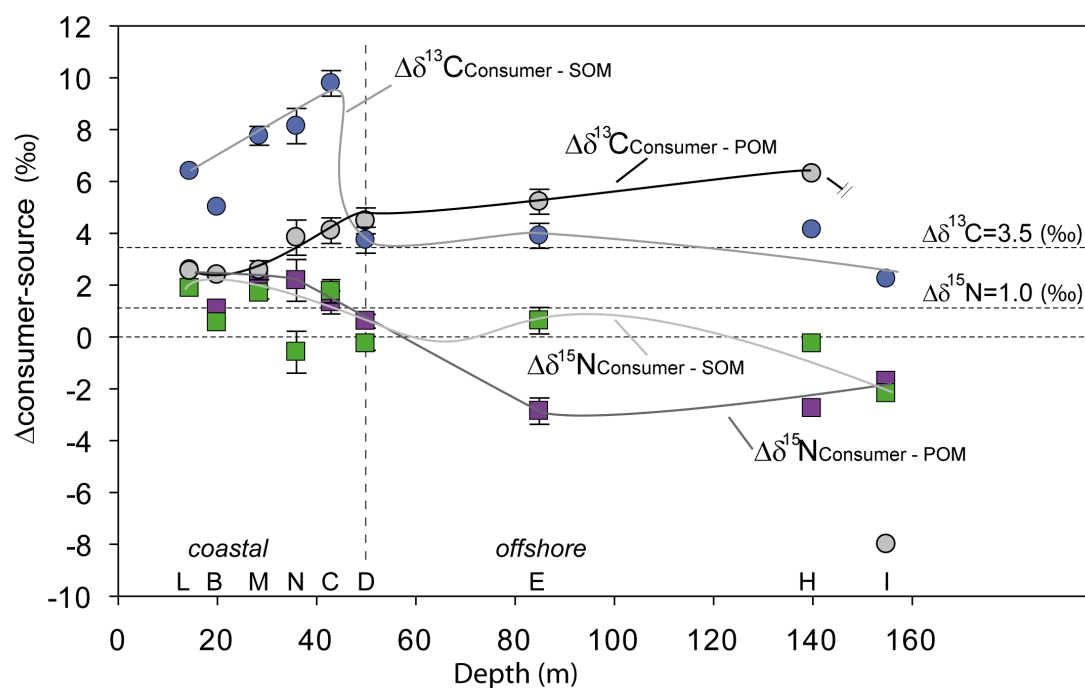
Species	abbreviations	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) $p$ -values			$\delta^{15}\text{N}$ (‰) $p$ -values		
		Spatial	Depth	Loire / Vilaine	Spatial	Depth	Loire / Vilaine
All species		<0,0001	<0,0001	0,0883	<0,0001	<0,0001	0,0010
<i>Aequipecten opercularis</i>	AO	<0,0001	0,8682	0,5382	0,0003	<0,0001	0,0173
<i>P. maximus</i> (all stations)	CSJ	<0,0001	<0,0001	0,0472	<0,0001	<0,0001	0,0890
<i>P. maximus</i> (0-100 m)	-	0,1190	0,2614	-	<0,0001	<0,0001	-
<i>Glycymeris glycymeris</i>	GLY	0,1811	0,1811	0,1811	<0,0001	<0,0001	<0,0001
<i>Laevicardium crassum</i>	LC	0,5384	0,2616	0,6790	<0,0001	<0,0001	0,3053

spatial differences and depth related decrease of their  $\delta^{15}\text{N}$  values. The terrestrial influence from the two rivers in the coastal area was also tested (Tab. 4.1) by comparison of isotopic signatures of filter feeder species between the Vilaine area (stations A, B, C, D) and the Loire area (stations L, M, N) (Map, Fig. 4.1). There was no difference between the two areas in  $\delta^{13}\text{C}$  values except for *P. maximus* (Vilaine area > Loire area). For  $\delta^{15}\text{N}$  values, only *A. opercularis* and *G. glycymeris* exhibited differences, where the Vilaine area values were lower than Loire area values.

#### 4.4.3 Depth variations of isotopic differences between primary consumers and SOM and POM as food sources

In the current study, we considered that benthic bivalves found their food sources either in the pool of organic matter of bottom water (POM) or of sediment (SOM). IsoSource was not reliable to assess which origin was preferred, because POM and SOM have similar organic matter sources (see above). Therefore at each sampling station, we calculated the difference between the consumers (average on the four filter-feeding species) and POM or SOM for  $\delta^{13}\text{C}$  values (noted  $\Delta \delta^{13}\text{C}_{\text{cons-pom}}$  or  $\Delta \delta^{13}\text{C}_{\text{cons-som}}$ ) and  $\delta^{15}\text{N}$  values (noted  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{cons-pom}}$  or  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{cons-som}}$ ).

Isotopic signatures of consumers were higher than those of bottom POM and SOM, except for stations H and I. The  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  differences between consumers and POM or SOM appeared quite variable depending on the station (Fig. 4.5).  $\Delta \delta^{13}\text{C}_{\text{cons-POM}}$  exhibited positive values that decreased with water depth from 2.3 ‰ at station M to 6.3 ‰ at station H and a negative value at the deepest station I (-7.9 ‰).  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{cons-POM}}$  were in a positive range (0.4 – 3.1 ‰) and decreased with water depth in the coastal area (down to 50 m) while they were similarly negative in offshore waters (between -3.4 and -1.7 ‰).  $\Delta \delta^{13}\text{C}_{\text{cons-SOM}}$



**Fig. 4.5:** Depth variations of the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  differences between the primary consumers (average of all species) and bottom POM or SOM. The vertical dashed line shows the approximate limit between coastal and offshore areas ( $\sim 50$  m depth). The horizontal dashed lines show the usual trophic enrichment factor for  $\delta^{13}\text{C}$  (1 ‰) and  $\delta^{15}\text{N}$  (3.5 ‰) according to the literature (see text for references), and the positive – negative limit (0 ‰).

values were positive at all stations. They increased from 5 to 10.1 ‰ with water depth in the coastal area and were much lower between stations E and H (between 2.1 and 4.5 ‰). Contrarily to other differences,  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{cons-SOM}}$  was quite variable over the sampling area and exhibited a low range of values, from 2.1 to -2.1 ‰. Still, there was a slight decrease of these  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{cons-SOM}}$  values with water depth, and more precisely within the coastal stations.

## 4.5 Discussion

### 4.5.1 POM and SOM sources

Particulate organic matter in the water column is composed of living organisms (bacteria, phytoplankton, zooplankton and nekton) and nonliving particles (detritus from diverse origins and in various stages of decomposition and organic coating) (Moreira-Turcq and Martin, 1998). In many estuaries and coastal systems with high river inputs, isotopic signature of POM is strongly related to the freshwater signature: low POM  $\delta^{13}\text{C}$  and high  $\delta^{15}\text{N}$  values are reported at the vicinity of the river mouth, because of contribution of  $^{13}\text{C}$ -depleted freshwater primary producers and  $^{15}\text{N}$ -enriched terrestrial nutrients. With increasing distance from the river, the terrestrial signal of POM is diluted in marine waters, in the form of a  $\delta^{13}\text{C}$  increase as the POM composition become more influenced by marine producers (Vander Zanden and Rasmussen, 1999; Yokoyama and Ishihi, 2007) and a  $\delta^{15}\text{N}$  decrease as terrestrial nutrients availability for primary production decreases (Costanzo et al., 2001; Oczkowski et al., 2011; Vinagre et al., 2011). In the current study, the freshwater POM measured in the Vilaine river ( $\delta^{13}\text{C} = -31.1$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 13.8$  ‰) were similar to those measured by Kostecki et al. (2010) in 2005 and 2007 in the inner Vilaine estuary ( $\delta^{13}\text{C} \sim -30$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} \sim 15$  and 10 ‰). In the Loire freshwater POM, the isotopic ratios ( $\delta^{13}\text{C} = -27.4$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 6.9$  ‰) were in the range of annual values obtained upstream in the dynamic Loire estuary ( $\delta^{13}\text{C}$  from -29.7 to -25.2 ‰;  $\delta^{15}\text{N}$  from 2.5 to 9.0 ‰, N. Savoye, unpublished data). Such freshwater  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values appeared sufficiently characteristic to discriminate the terrestrial origin of organic matter in the coastal marine waters.

However, the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of bottom POM in the coastal area were very different from those of freshwater and closer to values generally observed for marine primary producers (Yokoyama and Ishihi, 2003). Because the values reported in the current study were similar to those reported in the Bay of Brest (Nérot et al., accepted) where river discharges are  $\sim 25$  fold lower on annual means, a low influence of the river inputs on coastal bottom POM could be suggested. Actually, the bottom POM  $\delta^{13}\text{C}$  values already reflected a marine signature in the shallower stations and did not show the expected increase showing the decrease in freshwater POM. Similarly, the signal of freshwater POM was restricted to the vicinity of the mouth of the Vilaine where the high POM  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $9.4 \pm 0.8$  ‰) reflected



the high Vilaine freshwater value (13.9 ‰). Finally, despite the 7 ‰ difference in POM  $\delta^{15}\text{N}$  measured between the Vilaine and the Loire, there was no difference between their respective zones in the coastal area ( $<0.01$  ‰). Therefore, the calculated contribution of the freshwater POM to bottom POM (from 7 to 19 %) could be low considering the mean annual river discharges of the Loire and the Vilaine. However such contributions can be explained by low river discharges on the days just before sampling; indeed, the flows in early spring and summer 2009 were reported as half the previous 10-years mean because of very low rainfall in this area (PREVIMER bulletin). If we had sampled after a flood, we would have had more river-influenced signatures. It reminds us that POM is a very variable compartment because of the turnover of cells that compose it and that results should be interpreted with caution.

Because bottom POM is a mixture of fresh sinking particles and resuspended material (Moreira-Turcq and Martin, 1998), its isotopic signature depends on those of its major components. In many coastal systems, high  $\delta^{13}\text{C}$  values in bottom POM such as those measured in the current study are often associated to the dominance of benthic microalgae in the bulk of bottom POM (Dubois et al., 2007b; Hily et al., 2008; Kharlamenko et al., 2008). In the current study, the presence of microphytobenthos in the estuary of the Vilaine (Kostecki et al., 2010) and its contribution calculated from mean isotopic values (from 32 to 59 %) suggested that it accounts for a major source of organic matter in the POM. The presence of MPB in the bottom POM could be questioned, but large tidal amplitude and coastal current induce strong vertical mixing, resulting in the resuspension of sediments, that could explain this measurement (Le Loc'h, 2004). Furthermore, bottom POM  $\delta^{13}\text{C}$  decreased beyond 30 m depth, consistently with a decrease of benthic primary production where the water column is deeper than the euphotic layer which has been estimated to be  $\sim 30$  m in the Bay of Biscay (Le Boyer et al., 2009). McGee et al. (2008) reported MPB at 191 m depth (0.028 % of surface solar irradiance) on the North Carolina continental margin, and explained the growth of such a deep community by development of special light-harvesting adaptations together with exceptional clarity of these north eastern Atlantic waters. In the Bay of Biscay, waters are much more turbid, as only 1 % of surface solar irradiance reaches a 15 m depth (Lunven et al., 2005) while it reaches a 110 m depth on the North Carolina shelf (McGee et al., 2008).

An other source with high  $\delta^{13}\text{C}$  signatures could enter in the bulk of organic matter of bottom POM: macroalgae detritus (macrophyte-derived particulate organic matter) constitutes a major component of primary production in coastal systems (e.g. Arzel, 1998; Choy et al., 2009) and exhibit a wide range of high  $\delta^{13}\text{C}$  values (e.g. France, 1995; Schaal et al., 2010). However, this potential source was not sampled in the current study and we did not include it in the calculation of POM composition. Because their  $\delta^{13}\text{C}$  values are very close (Bode et al., 2006),

macrophyte detritus and MPB would have exhibited similar but certainly undistinguishable contribution.

The offshore  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of bottom POM suggested a strong dominance of marine phytoplankton. These values were similar to those reported for the continental shelf of the Bay of Biscay on the Great Mud Bank area (Bode et al., 2006) and at the northern limit with the Celtic Sea (Nérot et al., accepted). Among the wide range of possible organic compounds that can enter the POM composition (Moreira-Turcq and Martin, 1998; Moreira-Turcq et al., 2003; Evans et al., 2006), the MPB should not contribute offshore as discussed above, and the decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  of bottom POM from the shallow coastal area to offshore waters (from -21.9 to -23.7 ‰) was consistent with this assumption. Outside the coastal area, offshore POM exhibited a depth-related decreasing pattern of  $\delta^{15}\text{N}$  (from 10.8 to 5.0 ‰) that could be interpreted as the dilution of the continental influence. However, the surface coastal POM and Loire freshwater POM were estimated as major components of bottom POM in the calculation results from the IsoSource model for the composition of bottom POM.

In fact, in the offshore area, only three sources were used: the marine POM, the surface coastal POM and the Loire freshwater POM. We suggest that the high POM  $\delta^{15}\text{N}$  reported in the offshore area (from 5.6 to 10.3 ‰) oriented the IsoSource calculations to the higher  $\delta^{15}\text{N}$  values available, i.e. these of surface coastal POM ( $8.2 \pm 0.2$  ‰) and Loire freshwater POM ( $6.9 \pm 1.9$  ‰). This highlights one of the limits of IsoSource, as the calculation of source contributions can only be based on available data (Phillips and Gregg, 2003). A supplemental organic matter compound with high isotopic values would have been more consistent in the IsoSource model applied to the offshore area than the freshwater POM. For instance, sinking pelagic particle that are known to exhibit  $\delta^{15}\text{N}$  increase with water depth because of organic matter degradation processes (Altabet, 1988) could have been considered as a potential organic matter source in this area.

The spatial variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of sediment organic matter (SOM) strongly discriminated coastal and offshore areas. In the coastal area, SOM  $\delta^{13}\text{C}$  clearly decreased with the distance from the estuaries (from -22.4 to -26.1 ‰) and were different between the Vilaine and Loire areas. SOM  $\delta^{15}\text{N}$  values were more variable but increased in the coastal area (from 6.7 to 9.5 ‰). The  $\delta^{13}\text{C}$  values were in the same range as those reported for estuarine or coastal sediments but  $\delta^{15}\text{N}$  values were slightly higher:  $\delta^{13}\text{C} = -25.0 \pm 3.2$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 5.1 \pm 0.5$  ‰ in estuaries of south-west England (Attrill et al., 2009);  $\delta^{13}\text{C} = -20.2 \pm 0.4$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 6.2 \pm 0.3$  ‰ in a ría of the North-West Iberian Peninsula (Carabel et al., 2006);  $\delta^{13}\text{C} = -23.4 \pm 0.4$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} = 3.3 \pm 0.9$  ‰ in a coastal shelf off Lisbon, Portugal (Sampaio et al., 2010). In offshore waters, SOM  $\delta^{13}\text{C}$  were constant while  $\delta^{15}\text{N}$  decreased with water depth. Concomitant spatial patterns of SOM isotopic ratios were reported on various continental shelves, as subsequent result of organic

matter from terrestrial inputs in the coastal area to the marine origin offshore (Lin et al., 2002; Asante et al., 2008; Schmidt et al., 2010).

The respective contributions of different sources to the bulk of SOM calculated with the Isosource model exhibited a relative spatial heterogeneity which could be explained by the diversity of sediment types in the studied area, with muds, sand banks, or haploids communities (Glémarec et al., 1986; Le Bris and Glémarec, 1996; Dubrulle et al., 2007; Hily et al., 2008). The SOM results suggested a higher contribution of the Loire freshwater (from 14 to 60 %) and much lower contribution of MPB (from 8 to 38 %) than in coastal bottom POM. Similarly to POM, SOM is an heterogeneous and complex mixture of organic compounds with different chemical characteristics, originating from different sources (Hu et al., 2006; Tesi et al., 2007). The dominance of Loire freshwater POM can be explained by the accumulation of detritus material in coastal sediment with a spatial pattern following the river plume. Accumulation of detritus material could also contribute to the low signal of benthic microalgae, which would be diluted among the other compounds of the sediment. In offshore area, the SOM composition was quite variable, following the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  patterns. Similarly to the results discussed above for POM, we suggest that other food source would have helped to determine composition of SOM in offshore area. Nonetheless, the above results suggest that the vicinity of the sampled superficial sediment and bottom water, together with bottom currents (Koutsikopoulos and LeCann, 1996), are responsible for the close relationship between the two compartments.

#### 4.5.2 Influence of terrestrial signal on isotopic signatures of benthic primary consumers

The four studied species exhibited differences and ranking in their isotopic signatures, that was the same specific ranking reported in the coastal waters in a companion study (Nérot et al., *accepted*). We excluded the selective feeding hypothesis because the specific ranking of isotopic signatures was also similar in offshore waters, despite the decrease in available food items. The results obtained in the current study confirmed the hypothesis of different species metabolism that influence incorporation of food sources, by different fractionation enrichment factors (Post, 2002; Vanderklift and Ponsard, 2003) or different metabolic tissue turnover (Paulet et al., 2006; Hill and McQuaid, 2009b).

The confrontation of isotopic ratios differences between the consumers and POM and SOM, respectively, to the trophic enrichment factors usually assumed for carbon (3.5 ‰) and nitrogen (1 ‰) in the literature (DeNiro and Epstein, 1978; Minagawa and Wada, 1984), allowed the discrimination of the different trophic functioning of two areas (coastal and offshore). Within the coastal area,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  differences between consumers and POM and SOM were mostly positive, and despite being very different from the usual trophic enrichment factors, they sug-

gested that consumers found their food items within POM of SOM but did not assimilate every available organic compounds. However, determination of which compounds were preferentially ingested was not obvious.

In many coastal ecosystems, isotope composition of benthic filter-feeders indicate a predominant contribution of terrestrial organic matter to their diet, which decreases along an estuarine to open sea transect (Langdon and Newell, 1990; Canuel et al., 1995; Riera and Richard, 1996; Leal et al., 2008; Oczkowski et al., 2011). Conversely, less numerous studies showed that terrestrial organic matter is only a minor source for coastal filter-feeders that favour to macroalgae, eelgrass or benthic microalgae (Deegan and Garritt, 1997; McClelland and Valiela, 1998; Page and Lastra, 2003). Antonio et al. (2010) also reported marine benthic communities that did not use terrestrial organic matter at all. These authors suggested this was because terrestrial material is rich with refractory compounds which are weakly bioavailable to most aquatic organisms (Cividanes et al., 2002).

In the current study, the influence of terrestrial inputs on benthic consumers in the vicinity of the river mouths was expected to be highlighted through lower  $\delta^{13}\text{C}$  and higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than for primary consumers sampled in the Bay of Brest, where the river flow is  $\sim 25$  fold lower. However, within the shallow coastal area of the current study (5 – 30 m depth), the ranges of consumers  $\delta^{13}\text{C}$  values (mean  $\delta^{13}\text{C} = -16.5 \pm 0.8$  ‰) and  $\delta^{15}\text{N}$  values (mean  $\delta^{15}\text{N} = 9.3 \pm 0.4$  ‰) were similar to those reported in the Bay of Brest (mean  $\delta^{13}\text{C} = -16.1 \pm 0.4$  ‰ and mean  $\delta^{15}\text{N} = 9.2 \pm 0.5$  ‰), with signatures for POM source also of the same order of magnitude. Such values were consistent with benthic consumers values reported in other systems where river influence was restricted to the vicinity of the river mouths because of low river flow (Riera and Richard, 1997; Page and Lastra, 2003). We therefore suggest that influence of the river discharge on benthic consumer was restricted to the most coastal stations. To confirm this hypothesis, a decrease of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of primary consumers from 30 to 100 m was observed in the current study and also outside the Bay of Brest (Nérot et al., accepted), as a dilution of river influence with distance from the coast. Furthermore, isotopic signatures of consumers exhibited differences between the Vilaine and the Loire areas, which were consistent with the lower annual fluxes of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus from the Vilaine than from the Loire (Guillaud et al., 2008). Thus, we suggest that coastal benthic consumers in the vicinity of the river mouths integrate continental inputs by the consumption of nutrient-enriched microalgae (microphytobenthos and phytoplankton). However, this influence was weaker than we expected regarding the annual discharge of the Loire river.

The offshore area exhibited very different relationships between consumers and organic matter mixtures than in the coastal area. In offshore waters, the positive  $\Delta \delta^{13}\text{C}$  between consumers, mostly represented by the scallop *P. maximus*, and

sources suggested that the food items assimilated by the deep benthic consumers could be extracted from both bottom water and sediment organic matter pools. However, the  $\Delta \delta^{15}\text{N}_{\text{consumer-source}}$  values were negative, conversely to the usual trophic enrichment. Such values were the result of low  $\delta^{15}\text{N}$  values in deep benthic consumers (140 m:  $\delta^{15}\text{N} = 5.1 \text{ ‰}$ ; 150 m:  $\delta^{15}\text{N} = 4.0 \text{ ‰}$ ), which were similar to those reported in other deep waters (105 m, Jennings and Warr, 2003; 143 m, Le Loc'h et al., 2008). Following these studies, such low  $\delta^{15}\text{N}$  values could be attributed to a trophic source with a low  $\delta^{15}\text{N}$  value, such as diazotrophic producers or bacteria (Langdon and Newell, 1990; Kach and Ward, 2008). Surprisingly, the results obtained in this study were similar to those reported in the north-western transect by our companion study (Nérot et al., accepted). We suggested that the low  $\delta^{15}\text{N}$  values could also indicate lower or no trophic enrichment as a result of metabolic changes in deep and colder environment. Similarly low isotopic signatures on the deep shelf in both cases may suggest a feeding behaviour and metabolism influenced by the depth; either the food sources are similar to those in the coastal area and the scallops have developed a different fractionation in deep waters, or the food sources are completely different, and the scallops are able to assimilate other organic matter sources than planktonic or benthic microalgae. Anyway, the results obtained for offshore benthic consumers confirmed those reported in the previous study, and strongly highlight the deep area of the continental shelf as a system lead by a particular trophic functioning that should be investigated in greater depth.

## 4.6 Conclusion

A large depth scale assessment of particulate and sediment organic matter, together with benthic filter-feeders, along an environmental gradient and the understanding of how different species utilise potential organic matter sources revealed several points.

Influence of continental organic matter from the Vilaine and the Loire is known to extend to the central area of the continental shelf in surface waters through nutrient measurements and salinity distribution. The isotopic values of benthic compartments (POM in bottom water, SOM and benthic consumers) measured in the proximal area in the current study were less obviously influenced by the river inputs. The terrestrial signal was hardly detected in POM and SOM of the coastal area, which could reflect no or low transfer of terrestrial inputs to bottom waters. An explanation could be found in the fact that the low salinity water flowing out at the estuary mouths forms a surface-layer plume above the surrounding saline waters, which laterally spreads towards the north-west shelf and does not reach bottom waters. Benthic consumers such as filter-feeders depend on food sources available in their vicinity because they have limited ability to explore other areas for different food materials. As a confirmation that terrestrial inputs scarcely

reach the benthic compartments, this study also showed that the terrestrial signal was limitedly reflected in filter-feeders of the coastal area, while these consumers are considered as good indicators of the organic matter available in their vicinity. Because of the river flows of the Loire and the Vilaine rivers and the open shape of the coastline, we expected to detect a significant dilution of terrestrial signal in the isotopic signatures of POM, SOM and benthic primary consumers.

Using literature data, we were able to assess contribution of microphytobenthos (MPB) to the diet of benthic consumers at different depths. MPB was a major food item for consumers in coastal areas. Though its proportion appeared still substantial in bottom POM of offshore waters, we discussed that MPB contribution to consumers diet should not go further than the coastal area. This study enters in the limit of the use of the IsoSource model, where it appears that available organic matter sources do not completely explain the isotopic signatures of the mixture, revealing the lack of measurement of other potential organic matter sources. The food sources of offshore filter-feeders were not obviously determined, as consumers signatures were much lower than those of POM and SOM. This study confirms the hypothesis raised in a companion study, that classic trophic shift between consumers and sources may not hold true in the deepest environments, at the limits of distribution area of the species. Because the signatures and depth patterns of *Pecten maximus* were similar in two parallel transects, we also suggest that these scallops could feed on  $^{15}\text{N}$ -depleted sources, such as benthic communities or dissolved elements. Supporting our companion study, we suggest that using benthic filter-feeders as indicators of their trophic environment without considering the specific metabolism limits may imply considerable misunderstandings.



# Chapitre 5

## Conclusions et Perspectives





## Sommaire

---

<b>5.1</b>	<b>Les bivalves filtreurs, composante du fonctionnement trophique de l'écosystème benthique du plateau continental nord-Gascogne . . . . .</b>	<b>89</b>
5.1.1	La zone côtière, un système complexe . . . . .	90
5.1.2	Le plateau central, un système stratifié . . . . .	92
5.1.3	Le bord du plateau, un système mélangé et productif . . . .	94
5.1.4	Impact du métabolisme sur les signatures biochimiques des bivalves . . . . .	95
<b>5.2</b>	<b>Limites des outils biomarqueurs et bivalves marins . . . .</b>	<b>99</b>
5.2.1	Importance du choix des tissus . . . . .	99
5.2.2	Impact de l'échelle d'étude choisie . . . . .	101
5.2.3	Impact du choix du modèle biologique . . . . .	103
<b>5.3</b>	<b>Perspectives . . . . .</b>	<b>105</b>
5.3.1	Variabilité des sources trophiques à différentes échelles . . .	105
5.3.2	Les suspensivores comme indicateurs trophiques . . . . .	106
5.3.3	Importance de la boucle microbienne dans les ressources trophiques . . . . .	106
5.3.4	Influence des conditions environnementales sur les bivalves	107
5.3.5	Les isotopes stables comme marqueurs métaboliques . . . .	108
5.3.6	Le $\delta^{15}\text{N}$ comme traceur paléo-environnemental . . . . .	108

---

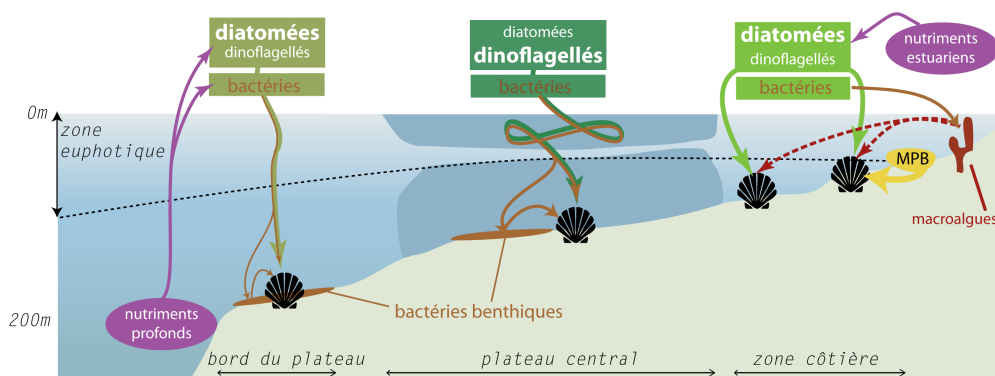


## 5.1 Les bivalves filtreurs, composante du fonctionnement trophique de l'écosystème benthique du plateau continental nord-Gascogne

L'objectif général de cette étude était d'appréhender le fonctionnement trophique des écosystèmes benthiques côtiers à large échelle. Il s'agissait plus particulièrement de 1) décrire les tendances sur deux gradients de profondeurs côte / large des signatures isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  chez les consommateurs primaires que constituent les filtreurs, 2) comparer ces tendances entre deux zones contrastées par l'influence fluviale et l'hydrodynamique, 3) interpréter ces tendances à partir de sources potentielles primaires pélagiques vs benthiques en mobilisant au côté des signatures isotopiques d'autres marqueurs que constituent les acides gras.

Les limites du plateau continental atteignent des profondeurs allant jusqu'à 200 m pour une distance à la côte de l'ordre de 300 km dans le nord du Golfe de Gascogne. L'échantillonnage de ces zones requiert des temps de navigation longs, influencés par les conditions météorologiques, et l'utilisation de matériel adapté au dragage à ces profondeurs. Ces contraintes limitent l'essor des études en écologie dans ces milieux en comparaison de celles portées sur les estrans et les espaces estuariens.

Dans cette étude, les signatures biochimiques (signatures isotopiques et acides gras) des muscles des bivalves utilisées comme marqueurs trophiques montrent des variations spatiales significatives, suggérant des sources trophiques différentes à travers le plateau continental. En particulier, ces variations sont concordantes avec les structures de masse d'eau qui existent sur le plateau continental et qui en contrôlent la dynamique planctonique. Nous avons pu ainsi distinguer trois zones aux fonctionnements trophiques différents suivant le gradient côte – large : la zone côtière, le plateau central et le bord du plateau (Fig. 5.1).



**Fig. 5.1** – Schématisation des sources identifiées dans les tissus des consommateurs primaires benthiques dans les trois zones du plateau continental.

### 5.1.1 La zone côtière, un système complexe

Les zones très côtières, sous l'influence d'eaux estuariennes régulièrement des-salées, se caractérisent en général par une forte diversité des sources de matière organique incluant les micro-algues benthiques et phytoplanctoniques, les bactéries, les détritits de macroalgues et de macrophytes terrestres, la matière organique dissoute (e.g. [Peterson, 1999](#); [Bouillon et Boschker, 2006](#)).

Dans ce système peu profond où la lumière peut pénétrer jusqu'au fond, les fortes valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées dans les bivalves montrent que, parmi les sources disponibles, le microphytobenthos (diatomées benthiques) constitue une part importante du matériel consommé par les bivalves (chapitres 2 et 4). En effet, ces microalgues sont une source enrichie en  $^{13}\text{C}$  dans les systèmes marins ([Fry et Wainright, 1991](#)). De plus, certains bivalves montrent une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  des muscles avec la profondeur. Cette diminution est parallèle à celle de la production primaire benthique au-delà de la zone euphotique. Le microphytobenthos pourrait donc être considéré comme source principale dans les tissus des bivalves, en accord avec de nombreuses études (e.g. [Riera et al., 1999](#); [Grall et al., 2006](#)) et avec la productivité de cette ressource dans les systèmes côtiers tels que la rade de Brest ([Longphuir et al., 2007](#)).

La composition en acide gras des coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) de la rade de Brest montre une majorité de marqueurs de diatomées (chapitre 3), ce qui pourrait contribuer à l'hypothèse d'un réseau trophique dominé par cette catégorie de microalgues. Toutefois, les acides gras ne permettent pas de distinguer les diatomées pélagiques des diatomées benthiques ([Dalsgaard et al., 2003](#)) et le signal mesuré pourrait provenir d'un bloom phytoplanctonique dominé par les diatomées pélagiques.

Par ailleurs, les fortes valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  de la coquille Saint-Jacques au-delà de la zone de production benthique en mer d'Iroise indiqueraient l'utilisation d'une autre ressource ayant des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  aussi élevées que le microphytobenthos. Les macroalgues répondent à ce critère et pourraient ainsi constituer l'une des sources trophiques consommées par les bivalves dans le système côtier. En effet, le long des côtes bretonnes, les macroalgues sont très productives (e.g. [Arzel, 1998](#); [Schaal et al., 2010](#); [Gollety et al., 2011](#)) et les détritits issus de leur dégradation présentent de fortes valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  (e.g. [Schaal et al., 2010](#)). Il s'avère que les débris de macroalgues peuvent effectivement être incorporés par les bivalves ([Arambalza et al., 2010](#)) et représentent même la ressource alimentaire principale pour certaines espèces intertidales ([Hill et al., 2006, 2008](#)). Les valeurs élevées de  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées pour la coquille Saint-Jacques dans le transect nord pourraient indiquer que les débris de macroalgues contribuent également à l'alimentation des bivalves subtidaux. Néanmoins, les acides gras marqueurs de macroalgues n'ont pu être mis en évidence dans les glandes digestives de *P. maximus*, certainement dilués par les marqueurs de diatomées. Ceci suggère que leur contribution est faible comparativement au microphytobenthos.

Les résultats obtenus dans cette étude pour le  $\delta^{13}\text{C}$  des bivalves ont ainsi pu être mis en relation avec la dynamique spatiale de la production microphytobenthique, suggérant que ces microalgues constituent une part importante de l'alimentation des bivalves côtiers. Toutefois, ces résultats ont aussi montré qu'une forte valeur de  $\delta^{13}\text{C}$  ne reflète pas uniquement la consommation de microphytobenthos, en particulier si des sources de matière organique dégradée sont présentes dans le système, comme les détritiques de macroalgues.

Dans les systèmes côtiers, il est établi que les apports terrestres représentent une source essentielle en éléments nutritifs pour la production primaire côtière et une source supplémentaire de matière organique pour la production secondaire (e.g. [Chanton et Lewis, 2002](#)). L'influence des apports terrestres dans notre étude a été suggérée à travers des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  près des fleuves légèrement plus élevées dans la matière organique particulaire dans l'eau de fond et les sédiments par rapport au phytoplancton marin. Elle est confirmée par la diminution de ces valeurs avec la distance à la côte, qui correspond à la dilution des apports d'azote d'origine anthropique. Toutefois, l'influence terrestre dans la MOP de fond et les sédiments paraît limitée, ce que rendent compte les signatures isotopiques des bivalves côtiers, et ce aussi bien avec des apports fluviaux élevés (embouchures de la Vilaine et de la Loire) que faibles (rade de Brest). Les données des spectres d'acides gras des glandes digestives de la coquille Saint-Jacques côtières sont cohérentes avec ces observations puisque les marqueurs habituels de plantes terrestres n'ont pas été détectés.

Deux processus pourraient empêcher l'ingestion de la matière organique d'origine terrestre par les bivalves benthiques. La première relève de la circulation des masses d'eau sur le plateau continental puisque dans le cas du transect sud, la masse d'eau dessalée issue du panache de la Loire reste en surface ([Lampert et al., 2002](#)) et est exportée vers le large au nord-ouest par les courants océaniques ([Lazure et Jegou, 1998](#)). Il est probable que la fraction labile de la matière organique terrestre (i.e. potentiellement assimilable par les consommateurs primaires) soit piégée dans cette masse d'eau et ne soit pas exportée vers le fond. L'autre processus relève de la nature de la matière organique particulaire d'origine terrestre. En effet, le matériel terrestre détecté dans les baies est en général très réfractaire car il a été dégradé lors de son transfert dans les rivières et les estuaires. Ceci est d'autant plus vrai dans la Loire où le matériel provenant du bouchon vaseux est réfractaire ([Etcheber et al., 2007](#)). Or les composés réfractaires qui composent cette matière organique tels que la cellulose ou la lignine sont difficilement assimilables par les organismes marins ([Cividanes et al., 2002](#)), et très peu ont les enzymes nécessaires pour digérer ces composés ([Sakamoto et al., 2007](#); [Antonio et al., 2010](#)). Ainsi, les bivalves benthiques pourraient cibler d'autres particules plus exploitables malgré la disponibilité du matériel terrestre.

Alors que nous avons comparé deux écosystèmes différents par leurs caractères

naturels et par les pressions humaines qu'ils subissent, les résultats obtenus pour les bivalves sont homogènes. Ceci a permis de considérer les interprétations sur le fonctionnement trophique de la zone côtière d'un point de vue global. Etant donné les conclusions obtenues en milieu côtier malgré les difficultés rencontrées pour établir une distinction entre certaines sources trophiques à cause de leurs signatures relativement proches (microphytobenthos et détritiques de macroalgues), il semble pertinent d'appliquer les mêmes approches méthodologiques plus au large, où la variabilité des sources et des processus physiques est moindre.

Si de nombreuses études ont étudié la partie littorale et peu profonde des systèmes côtiers, peu ont exploré les variations spatiales des sources trophiques et des consommateurs primaires sur le plateau continental dans sa partie océanique. Dans cette étude, des éléments de réponse à la question du fonctionnement trophique de ces systèmes ont pu être apportés grâce à la disponibilité de mêmes espèces de bivalves en continu depuis les côtes jusqu'à 200 m de fond. Les résultats obtenus ont montré des différences notables avec les zones les plus côtières et ont révélé des processus différents plus au large sur le plateau lui-même et sa bordure.

### 5.1.2 Le plateau central, un système stratifié

Au large, sur le plateau central, la colonne d'eau est stratifiée d'avril à novembre et est caractérisée par une masse d'eau froide profonde présente toute l'année (Vincent et Kurc, 1969; Pingree *et al.*, 1982; Koutsikopoulos et LeCann, 1996). La transition entre le système côtier où la colonne d'eau est mélangée et le plateau central où la colonne d'eau est stratifiée est clairement visible dans la chute brutale des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  dans les bivalves au niveau du front d'Ouessant. Toutefois, le front d'Ouessant est une structure particulière liée aux différences thermiques saisonnières entre les deux masses d'eau et à la structure des fonds marins dans cette zone. Dans le transect sud, la diminution des signatures des bivalves avec la profondeur est similaire mais la faible disponibilité des bivalves à ces profondeurs n'a pas permis de mettre en évidence une transition côtier-plateau aussi nette que dans le gradient nord. Il n'y a toutefois pas de front thermique similaire au front d'Ouessant répertorié dans la zone du transect sud, dans un système dont l'hydrodynamisme est fortement influencé par les apports fluviaux.

Les signatures isotopiques des bivalves montrent que le système du plateau central est dominé par le phytoplancton marin. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont plus basses que dans le système côtier, indiquant qu'il n'y a plus de source enrichie en  $^{13}\text{C}$  comme les microalgues benthiques ou les débris de macroalgues. De plus, la diminution des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  dans les bivalves indique que la matière organique consommée ne contient plus de phytoplancton côtier enrichi par les apports nutritifs terrestres.

La stratification de la colonne d'eau sur le plateau central se traduit par une dynamique phytoplanctonique différente du système côtier. Les conditions de tur-

bulence et de nutriments de ce système stratifié sont favorables à la croissance des dinoflagellés dans la couche de surface (Margalef, 1978; Pingree *et al.*, 1982). L'analyse des acides gras dans les glandes digestives des coquilles Saint-Jacques a permis de préciser que les composés ingérés proviennent en effet des dinoflagellés, mais sous une forme relativement dégradée, et sont associés à une quantité notable de bactéries. Dans un système stratifié comme le plateau central, la production de surface est dégradée sur place puis sédimente sous la forme d'amas de détritus tels que la neige marine (revue dans Turner, 2002). Au sein de ces amas, les communautés bactériennes se développent et continuent de dégrader la matière organique. C'est sous cette forme que la production primaire provenant de la surface atteint le fond de la colonne d'eau et est consommée par les bivalves benthiques (Kach et Ward, 2008). La consommation de matière organique dégradée ne se reflète pas dans les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$ , mais cela est cohérent avec les arguments de Nadon et Himmelman (2006) qui ont démontré que les processus de dégradation de la matière organique n'entraînent pas d'augmentation significative du  $\delta^{13}\text{C}$ .

Les faibles valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées dans les muscles des bivalves du plateau central sont difficilement interprétables d'un point de vue trophique. En effet dans un premier temps, ces valeurs sont similairement faibles dans les deux transects, alors que l'on s'attendait à détecter des valeurs plus fortes dans le transect sud à cause du panache de la Loire. Puisqu'il a été montré que la plume de la Loire peut atteindre les eaux de surface du milieu du plateau continental en hiver lorsque les débits sont les plus élevés (Guillaud *et al.*, 2008; de la Paz *et al.*, 2010) et que les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des bivalves n'ont pas révélé de signal terrestre, on pourrait suggérer que le matériel terrestre est utilisé en surface mais qu'il n'atteint pas sous cette forme les consommateurs primaires benthiques. Ensuite, dans une colonne d'eau stratifiée, la production primaire dominante est dite régénérée, c'est-à-dire que la majeure partie de la matière organique produite est dégradée et minéralisée sur place, enrichissant le système en azote régénéré et notamment en ammonium, qui est réutilisé pour la photosynthèse (Price *et al.*, 1985). L'utilisation de cet azote recyclé devrait avoir pour effet un enrichissement en  $^{15}\text{N}$  et devrait apparaître dans des valeurs plus fortes de  $\delta^{15}\text{N}$  du phytoplancton et des consommateurs primaires (Macko et Estep, 1984; Minagawa et Wada, 1984; Saino et Hattori, 1987). Toutefois, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées dans les bivalves du plateau central sont faibles et ne permettent pas d'identifier un signal trophique, alors que l'analyse des acides gras montre bien la consommation de matériel issu de la production primaire dégradée. Ces observations ont donné lieu à des interrogations quant à l'intégration des signatures des sources trophiques par les bivalves vivant sur les zones profondes du plateau continental.

Ainsi, le fonctionnement trophique sur la zone centrale du plateau apparaît fortement influencé par la production primaire dans la couche de surface et les processus de dégradation qui ont lieu dans la colonne d'eau avant d'atteindre le fond. La



comparaison des deux transects et l'obtention de résultats similaires montrent que ce fonctionnement s'applique à l'ensemble du plateau central, conformément à la stabilité temporelle et l'étendue spatiale du bourrelet froid (Chapitre 1, Fig. 1.6). Toutefois, alors que l'analyse des acides gras dans les glandes digestives montrent probablement la consommation de matériel dégradé provenant de la sédimentation de la production de surface, les valeurs d'isotopes stables dans les muscles des bivalves ne sont pas aussi élevées que ce que la consommation de matériel dégradé devrait impliquer. Les interprétations issues de l'analyse des deux biomarqueurs sont donc relativement incohérentes sur cette partie du plateau. Ceci souligne l'intérêt d'une approche multi-traceur dans des environnements où les informations disponibles sont peu nombreuses.

### 5.1.3 Le bord du plateau, un système mélangé et productif

Les signatures en isotopes stables et en acides gras mesurées dans les bivalves des stations du bord du talus sont différentes de celles obtenues dans les bivalves du plateau central. Cette dynamique révèle le fonctionnement différent de ces deux zones pourtant relativement proches d'un point de vue bathymétrique.

Les signatures isotopiques des bivalves étant similaires dans les stations du bord du plateau dans les deux transects, nous avons pu considérer le fonctionnement trophique de ce système d'un point de vue global et non pas comme un cas particulier. Dans ce système, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  dans les muscles des bivalves sont de l'ordre de celles attendues pour des consommateurs de phytoplancton marin et correspondent à celles décrites pour des diatomées pélagiques par Fry et Wainright (1991). Les acides gras dans les glandes digestives de *Pecten maximus* sont dominés par les marqueurs de diatomées, confortant les résultats isotopiques. Les acides gras révèlent par ailleurs une contribution notable des bactéries dans le bol alimentaire des bivalves. La production primaire dominée par les diatomées et production bactérienne à de telles profondeurs (200 m dans le transect nord et 150 m dans le transect sud) reflète la présence, au bord du plateau continental, d'une zone très productive. En effet, le bord du plateau est soumis à des courants de pente provenant du talus, créant un fort mélange vertical de la colonne d'eau (Pingree et Lecann, 1990) et un apport de nutriments en surface. La couche d'eau de surface ainsi enrichie et mélangée est décrite comme une zone de forte production phytoplanctonique et bactérienne qui soutient le système trophique dans toute la colonne d'eau, y compris le benthos (Joint *et al.*, 2001).

Si les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  des muscles des bivalves et les compositions en acides gras des glandes digestives de *P. maximus* sont cohérentes avec les sources trophiques identifiées aux stations situées au bord et au centre du plateau continental, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des bivalves sont trop basses pour être interprétées d'un point de vue trophique. En effet, l'utilisation des isotopes stables comme marqueurs tro-

phiques repose sur une augmentation des ratios isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  dans le cas présent) entre une ressource trophique et son consommateur (DeNiro et Epstein, 1978, 1981; Peterson et Fry, 1987). Dans notre étude, les très faibles valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  obtenues dans les muscles des bivalves n'ont pas pu être mises en relation avec une source trophique ayant des valeurs plus basses encore. Cette observation suggère l'intervention d'un procédé interne aux bivalves qui modifie l'incorporation des signatures de la nourriture disponible (voir plus loin).

Notre étude et les approches utilisées ont ainsi permis de distinguer trois zones aux fonctionnements trophiques différents à l'échelle des transects bathymétriques (Fig. 5.1) :

- le système côtier où la multiplicité des sources trophiques et la complexité des processus physiques imposent une échelle d'analyse spatiale plus étroite que celle choisie pour une meilleure compréhension du fonctionnement des premiers niveaux trophiques ;
- le plateau central, où les sources sont moindres et plus distinctes et la stratification de la colonne d'eau influence la qualité de la matière organique disponible pour les consommateurs benthiques ;
- le bord du plateau, où les sources sont également plus distinctes, avec un impact majeur des courants de pente sur la dynamique du phytoplancton et des bactéries.

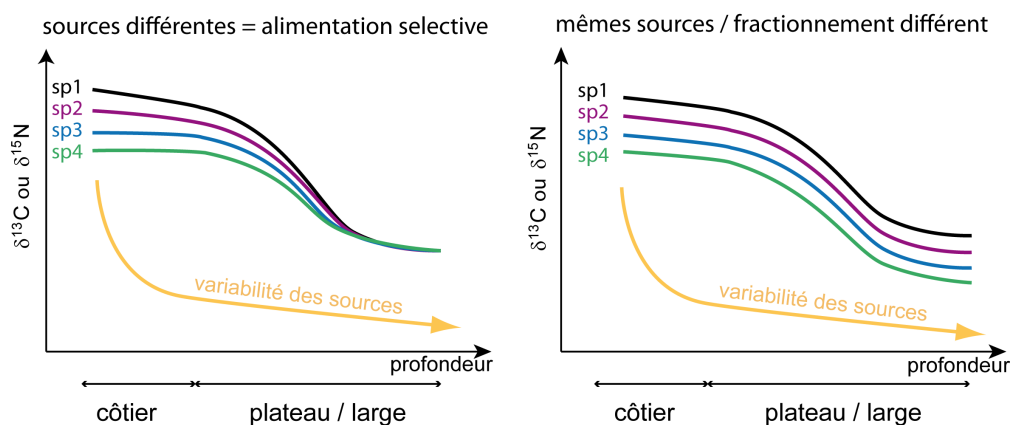
Les observations issues de ces résultats nouvellement acquis contribuent ainsi à une meilleure connaissance du fonctionnement des premiers niveaux trophiques du plateau continental depuis les systèmes côtiers jusqu'au bord du plateau. Toutefois, malgré une cohérence assez pertinente des conclusions issues de l'utilisation des isotopes stables et des acides gras, l'interprétation de certains résultats demeure incertaine et suggère une influence métabolique élevée sur les signatures biochimiques des bivalves.

#### 5.1.4 Impact du métabolisme sur les signatures biochimiques des bivalves

Dans le système côtier, les signatures isotopiques des bivalves montrent des différences inter-spécifiques. En présence de sources trophiques multiples, ces différences peuvent indiquer un accès spécifique aux ressources selon un gradient vertical d'enfouissement des bivalves dans le substrat. Dans cet esprit, Grall *et al.* (2006) ont montré que les suspensivores consomment plus de microalgues planctoniques que les dépositivores, qui ont plus facilement accès aux microalgues benthiques. Ces auteurs ont en plus suggéré des différences au sein même des suspensivores, entre espèces épigées et endogées. Parallèlement, il est connu que les bivalves procèdent à une sélection des particules disponibles afin de ne retenir que celles dont la taille et la composition chimique correspondent à leurs besoins nutritionnels (travaux de S. Shumway et collaborateurs). En plus de ce tri avant l'ingestion des particules,

les signatures isotopiques des bivalves dépendent aussi du temps d'intégration des molécules provenant de la nourriture dans les tissus (turnover). En effet, [Paulet et al. \(2006\)](#) ont montré expérimentalement que la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* incorpore plus rapidement le carbone du phytoplancton appauvri en  $^{13}\text{C}$  que l'huître creuse *Crassostrea gigas*.

Ces caractéristiques connues, le choix d'utiliser plusieurs espèces de bivalves dans notre étude - dont des espèces épigées et endogées - avait pour but d'intégrer les différents comportements alimentaires et une large gamme de nourritures disponibles. En effet, l'évolution des signatures isotopiques des bivalves dans le système côtier a permis de montrer différentes sources entre les espèces épigées et endogées. En accord avec les processus ci-dessus, une diminution des différences des signatures isotopiques entre les espèces aurait dû être observée dans les zones plus profondes où les sources sont moins diversifiées (Fig. 5.2, gauche). Or, les différences observées en milieu côtier sont conservées sur le plateau central et sur le bord du plateau (Fig. 5.2, droite), ce qui suggère que les bivalves étudiés s'alimentent tous sur les mêmes ressources alimentaires dans une zone donnée, ressources qui évoluent le long du gradient bathymétrique. Dans ce cas, les différences de signature isotopique observées entre les espèces sur les deux transects, et notamment la succession des espèces suivant les gradients décroissants de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ , pourraient refléter un fractionnement isotopique entre source et muscles propre à chaque espèce.



**Fig. 5.2** – Représentation schématique des variations des différences de ratios isotopiques entre les espèces, selon la profondeur et la diversité des sources disponibles le long du plateau continental.

Ainsi, alors que l'on s'attendait à un accès différent aux ressources trophiques disponibles selon l'enfouissement des espèces dans le substrat, les résultats obtenus indiquent plutôt un fractionnement différent d'une espèce à l'autre. Toutefois, la MOP est un mélange très complexe, dont on connaît mal les valeurs isotopiques des éléments constitutants. Les organismes, avec leurs appareils de nutrition différents n'utilisent très probablement pas la même partie de ce mélange. Plutôt que

d'exclure l'une des hypothèses, il semble plus probable que les deux processus - sélection des constituants et fractionnement - interviennent simultanément dans l'assimilation des ressources trophiques dont résultent les signatures isotopiques des consommateurs. Ce constat met en avant l'intérêt qu'il peut y avoir dans les études trophiques à utiliser plusieurs espèces.

Dans les bivalves prélevés sur le plateau central et le bord du plateau, nous avons obtenu des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des muscles très faibles et difficilement interprétables d'un point de vue trophique. En effet, les sources possibles présentant de si faibles valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  sont généralement issues du phénomène de diazotrophie que l'on trouve dans les zones oligotrophes, c'est-à-dire la fixation du diazote par les cyanobactéries dans des systèmes stratifiés et pauvres en sels nutritifs (Altabet, 1988; Lourey *et al.*, 2003). Même si le Golfe de Gascogne est une zone fortement productive (Varela *et al.*, 2006), en conditions de forte stratification de la masse d'eau et de basses concentrations en nutriments entre l'été et l'automne, certaines cyanobactéries peuvent dominer la communauté phytoplanctonique (Lampert, 2001). Les bactéries sont connues comme ressources en carbohydrates pour l'alimentation des bivalves (Kreeger et Newell, 1996). Toutefois, si nous avons pu montrer l'importance des bactéries comme source trophique potentielle à travers les signatures en acides gras des glandes digestives de *P. maximus*, leurs signatures isotopiques et notamment le  $\delta^{15}\text{N}$  dépendent largement de la nature des sources de matière organique et d'énergie utilisées pour leur développement, et ne sont pas clairement déterminées (Macko et Estep, 1984). Néanmoins, Kharlamenko *et al.* (2011) ont pu associer les acides gras marqueurs de bactéries à des fortes valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  chez un bivalve détritivore. Cette relation ne permet donc pas d'expliquer les faibles valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  mesurées dans les bivalves les plus profonds de notre étude.

Puisque l'on ne peut expliquer les signatures isotopiques des bivalves profonds en utilisant les facteurs de fractionnement classiques appliqués aux sources trophiques disponibles, il est probable que les faibles valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  reflètent peu ou pas de fractionnement isotopique (voir Fry, 2006 pour une discussion sur le fractionnement), ce qui serait possible dans le cas où le métabolisme des bivalves profonds serait plus lent que celui des bivalves du système côtier.

En effet, dans les environnements extrêmes ou contraignants, les organismes s'adaptent au stress environnemental en modifiant l'allocation et l'utilisation d'énergie (Post, 2002). Tout comme les limites latitudinales, la profondeur maximale où une espèce peut être trouvée est une frontière biogéographique de son aire de répartition (Osovitz et Hofmann, 2007). Or, Peck (2002) a montré que les organismes échantillonnés à leurs limites latitudinales présentent un métabolisme réduit, ce qui devrait donc être également valable pour les limites de profondeur. Dans le cas de cette étude, le plateau central et le bord du plateau sont à la limite de profondeur de la distribution spatiale de *P. maximus* et des autres bivalves étudiés sur

le plateau continental européen (Brand, 1991). Il est donc probable que les faibles valeurs du  $\delta^{15}\text{N}$  obtenues sur les deux gradients et pour toutes les espèces reflètent l'influence métabolique de l'adaptation à un environnement contraignant.

Les muscles des coquilles Saint-Jacques profondes montrent une composition en acides gras caractéristique de la régulation biochimique (Sinensky, 1974) en réponse à la compensation d'un stress de température. En comparant les individus de *Placopecten magellanicus* de deux sites de profondeurs différentes (10 et 31 m), Napolitano *et al.* (1992) a conclu que les différences dans leurs compositions en acides gras étaient corrélées à la température de chaque site. Dans notre étude, les températures observées dans le système côtier sont très variables (6 à 20°C, Chauvaud *et al.*, 2000) alors que sur le plateau central dans le bourrelet froid et sur le bord du plateau, les températures présentent de faibles variations annuelles et sont plutôt moyennes à faibles toute l'année (10 - 11°C). Ainsi, ces différences de température pourraient expliquer les différences des compositions en acides gras entre les bivalves côtiers et les bivalves profonds. Ces derniers pourraient être considérés comme étant sous adaptation métabolique et physiologique aux basses températures (Fujisawa *et al.*, 2010). Toutefois, étant donné la profondeur d'eau atteinte dans l'étude actuelle (190 m), la pression de la colonne d'eau pourrait également influencer sur l'activité métabolique des coquilles Saint-Jacques. Cependant nous n'avons pas trouvé de travaux disponibles publiés sur l'impact de la pression sur la composition en acides gras des pectinidés, ce qui ne nous permet pas de valider cette hypothèse mais soulève des perspectives expérimentales.

Venant confirmer cette hypothèse d'une activité métabolique réduite chez les coquilles Saint-Jacques profondes, les observations que nous avons pu faire lors des prélèvements montrent 1) des individus profonds plus petits que ceux prélevés entre la côte et l'isobathe 100 m, malgré un âge similaire et 2) des gonades très atrophiées chez les coquille Saint-Jacques profondes. Ces informations devront être approfondies mais soulèvent quoiqu'il en soit des questions sur l'état physiologique des individus les plus profonds.

## 5.2 Limites des outils biomarqueurs et bivalves marins

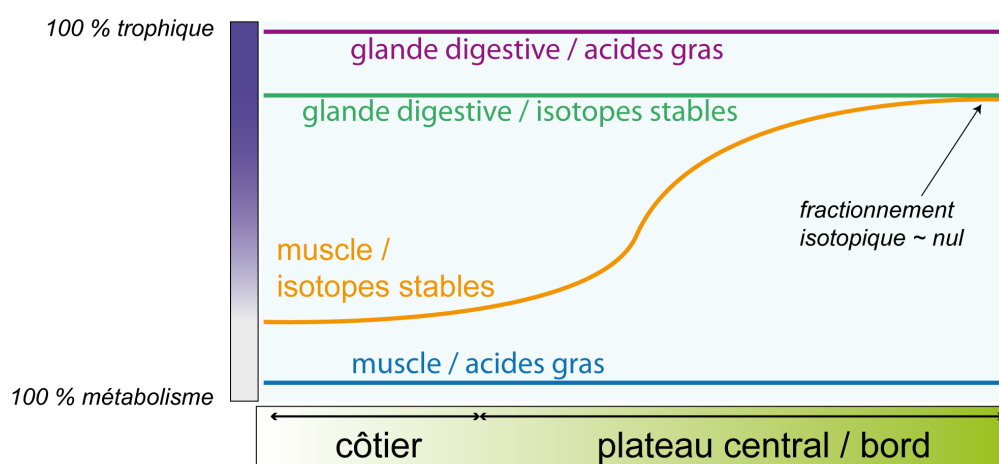
En plus d'apporter une vue globale du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers, les points qui faisaient l'originalité de cette étude ont permis de mettre en avant un certain nombre de limites liées à l'utilisation des bivalves comme intégrateurs des sources trophiques disponibles d'une part, et des isotopes stables et acides gras comme traceurs de ces sources trophiques d'autre part.

### 5.2.1 Importance du choix des tissus

En milieu naturel, les mesures effectuées par [Lorrain \*et al.\* \(2002\)](#) sur *P. maximus* montrent que l'information obtenue à partir des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  dépend du choix de tissus analysés (Fig. 5.3). Ces travaux montrent que les signatures du muscle varient peu au cours de l'année, et sont donc représentatives des sources de C et N majoritairement utilisées par la coquille Saint-Jacques. En revanche, les variations des signatures isotopiques de la glande digestive sont corrélées aux variations temporelles de la composition du pool de matière organique et peuvent ainsi être utilisées pour étudier les tendances saisonnières. Les travaux de [Paulet \*et al.\* \(2006\)](#) sur la même espèce ont montré en milieu contrôlé que plusieurs tissus intègrent la signature de leur alimentation à différentes vitesses, où la glande digestive est la plus rapide, le muscle adducteur le plus lent, et la gonade et les branchies ont des vitesses intermédiaires.

Conscients de ces résultats, nous avons donc choisi de mesurer les valeurs isotopiques dans le muscle des différents bivalves pour déterminer leurs sources trophiques majeures (chapitres 2 et 4). Toutefois, les faibles valeurs isotopiques obtenues dans les muscles des bivalves profonds suggèrent que ce tissu est fortement influencé dans des conditions contraignantes, certainement par un changement métabolique des bivalves (voir ci-dessus). Ceci soulève la question des limites spatiales d'utilisation des muscles des bivalves comme outils en écologie des réseaux trophiques.

Cette contrainte liée à l'utilisation du muscle s'est avérée d'autant plus évidente avec l'utilisation des acides gras. En effet, la composition en acides gras des glandes digestives des coquilles Saint-Jacques nous a permis de distinguer les sources majoritaires dans les différentes zones d'échantillonnage, de mettre en évidence la prédominance des diatomées ou des dinoflagellés, et également le rôle des bactéries dans l'alimentation des coquilles les plus profondes. Contrairement aux glandes digestives, les muscles n'ont pas permis d'extraire d'indication quant aux sources trophiques, et la composition en acides gras de ce tissu est apparue plus sensible aux conditions environnementales qui influencent l'activité métabolique des coquilles Saint-Jacques. Les résultats présentés dans cette étude (chapitre 3)



**Fig. 5.3** – Représentation schématique de l'interprétation possible du signal obtenu dans les tissus de *P. maximus*. Selon la profondeur, le tissu étudié et le biomarqueur analysé, l'information peut être d'ordre trophique (i.e. quelles sources sont assimilées) ou métabolique (i.e. quel fractionnement entre source et consommateur = quel métabolisme mis en place?). Ce schéma démontre l'attention qui doit être portée au choix du matériel utilisé.

sont cohérents avec les études antérieures sur la famille des pectinidés (Napolitano et Ackman, 1993; Napolitano *et al.*, 1997), montrant que la glande digestive de *P. maximus* intègre les acides gras alimentaires tandis que la composition en acides gras dans le muscle adducteur est principalement déterminée par les fonctions métaboliques et les conditions environnementales autres que l'alimentation. Ces résultats renforcent l'idée de l'efficacité des acides gras comme marqueurs trophiques dans les glandes digestives, même dans une telle étude à grande échelle. Ils soulignent toutefois l'importance de choisir les organes appropriés selon les enjeux de l'étude. En effet, si, comme pour les isotopes stables, nous n'avions étudié que le muscle dans l'optique d'obtenir un signal trophique intégré dans le temps, nous n'aurions obtenu aucune information sur les ressources alimentaires de *P. maximus* ni sur les différences spatiales des sources disponibles. Il apparaît ainsi évident que le choix du matériel et des méthodes utilisées doivent être en accord avec les conditions environnementales et les caractéristiques du site étudié.

Etant donné l'efficacité des marqueurs acides gras dans les glandes digestives pour différencier les sources trophiques selon les sites, nous avons analysé à titre indicatif les glandes digestives des mêmes coquilles Saint-Jacques dans les deux transects et les avons comparées aux muscles (Fig. 5.4). Pour les individus prélevés dans les zones côtières des deux transects, la différence entre muscles et glandes digestives est d'environ 4 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et de 2,5 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$ . En rade de Brest, Lorrain *et al.* (2002) ont rapporté des différences moyennes de 5 ‰ et 3,4 ‰ pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  respectivement. Les résultats que nous obtenons en



milieu côtier sont donc du même ordre de grandeur et montrent effectivement une différence entre les deux tissus, que l'on peut attribuer à un fractionnement spécifique à chaque tissu. Ils sont aussi cohérents avec l'enrichissement attendu pour les muscles par rapport aux sources trophiques. Le résultat surprenant de cette comparaison se trouve dans les signatures des coquilles prélevées au-delà de 100 m de fond. En effet, la différence entre muscles et glandes digestives diminue jusqu'à environ 2 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et jusqu'à être quasi nulle pour le  $\delta^{15}\text{N}$ . Si l'on considère qu'il n'y a pas de fractionnement entre les sources disponibles et la signature des glandes digestives, alors les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des muscles des coquilles profondes ne montrent pas de fractionnement à ces profondeurs. Ceci vient enrichir notre hypothèse d'un métabolisme particulier des bivalves profonds discuté plus haut. En accord avec les observations issues de l'analyse des acides gras dans les glandes digestives, il semblerait que les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$  mesurées dans les muscles correspondent à la consommation de matériel dégradé et de bactéries.

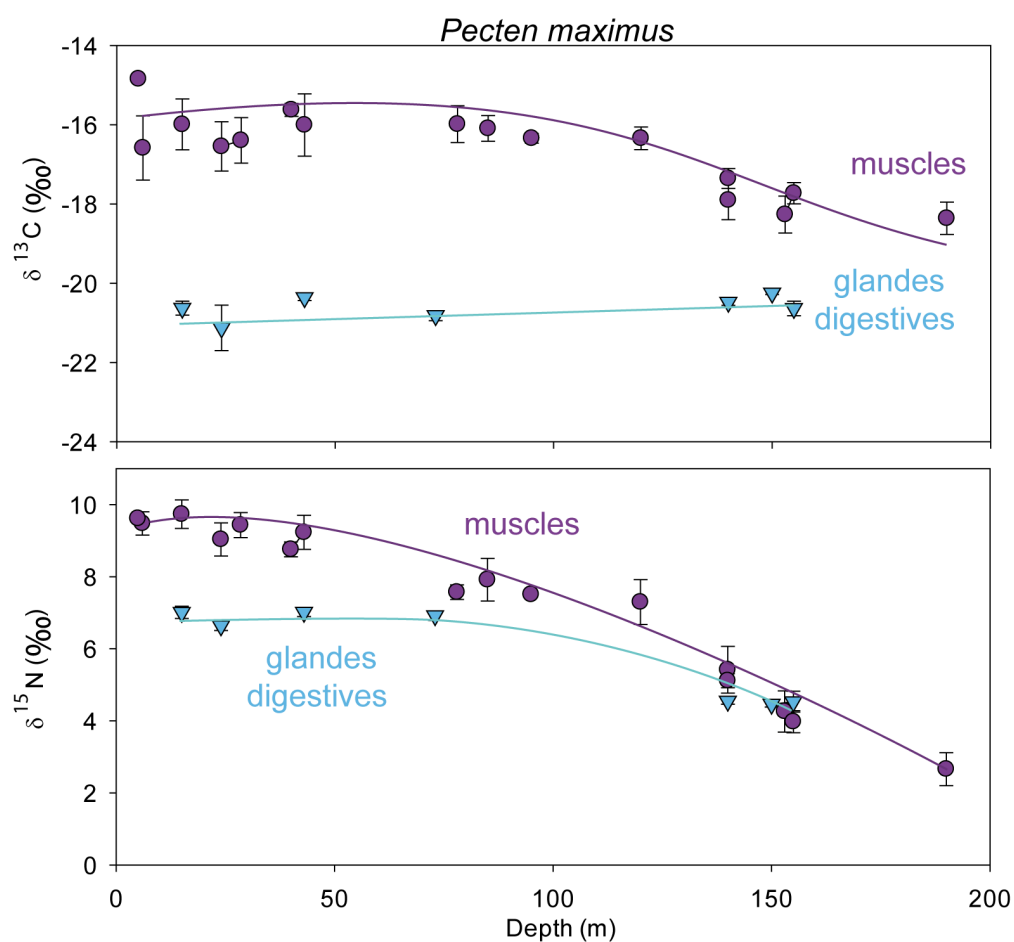
D'autre part, des mesures effectuées récemment sur l'azote organique contenu dans les valves des coquilles Saint-Jacques ont montré une surprenante similitude des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  avec celles des muscles, ainsi que la même tendance décroissante avec la profondeur (Lorrain et Gilikin, en préparation). Cette similarité suggère que l'on pourrait analyser indifféremment les muscles ou les valves pour extraire des informations quand aux sources trophiques des coquilles Saint-Jacques. Si ces premiers résultats obtenus sur les valves de quelques coquilles sont validés, l'utilisation des bivalves, et notamment des coquilles Saint-Jacques comme indicateurs trophiques s'en verrait simplifiée, puisqu'il ne serait plus nécessaire de travailler sur des tissus fraîchement prélevés et qu'il serait possible d'appliquer la méthode des isotopes stables du carbone et de l'azote sur des valves archivées.

### 5.2.2 Impact de l'échelle d'étude choisie

Nous avons montré que dans les systèmes profonds du gradient bathymétrique (le plateau central et le bord du plateau), les bivalves échantillonnés dans des stations éloignées de plusieurs dizaines de kilomètres présentent des signatures isotopiques qui peuvent être associées et apportent une information relativement claire sur les sources trophiques disponibles. En revanche, dans les deux systèmes côtiers étudiés (rade de Brest et embouchure de la Loire), des tendances de fonctionnement trophique ont été mises en évidence mais la détermination de la nature et des contributions des sources trophiques s'est avérée beaucoup moins évidente à cause de la multiplicité des sources et de la complexité des systèmes. Ainsi, à l'instar d'autres études orientées sur le fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers, il aurait fallu travailler plus finement (i.e.  $\sim 1$  km). Notre étude montre donc que l'échelle choisie pour le plan d'échantillonnage aurait pu être plus adaptée à la question posée d'une part, et aux caractéristiques du système étudié d'autre part.

Néanmoins, à l'origine du projet, une comparaison des relations trophiques





**Fig. 5.4** – Signatures isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) des muscles et des glandes digestives de *P. maximus* selon la profondeur. Les individus ont été prélevés en mai 2008 et proviennent des deux transects mais ne sont pas différenciés pour plus de clarté. Valeurs moyennes sur 3 individus  $\pm$  SD.

entre sources de matière organique et consommateurs primaires était envisagée entre la rade de Brest et la baie de Vilaine, en plus de la comparaison des deux transects côte – large. Des prélèvements ont été effectués en conséquence lors des missions consacrées aux gradients étendus côte - large, avec un nombre de sites échantillonnés plus élevé dans ces deux systèmes infralittoraux. Toutefois, par manque de temps et au vu des questions soulevées par les résultats des gradients côte - large, les résultats et leur interprétation n'ont pu être intégrés à cette thèse. Le travail effectué par Violette Marchais dans le cadre de ses stages de master sous l'encadrement de Jacques Grall et Anne Lorrain a permis d'entamer la comparaison par l'étude des variations spatiales des ressources trophiques dans la rade de Brest. L'étendue de cette zone est de l'ordre de 50 km, avec des stations espacées de moins de 2 km. Les résultats issus de ce travail montrent des gradients estuaires – sortie de rade dans la contribution du microphytobenthos, des débris de macroalgues et des influences anthropiques.

### 5.2.3 Impact du choix du modèle biologique

Les suspensivores et surtout les bivalves sont largement considérés comme indicateurs des conditions environnementales parce qu'ils intègrent dans leurs tissus la composition chimique de la nourriture disponible autour d'eux (Burns et Smith, 1981; Dame, 1996; Miller *et al.*, 1966). Dans notre étude, l'utilisation de plusieurs espèces a permis de valider certaines hypothèses par la confrontation des résultats des différentes espèces. Les différences entre espèces des valeurs isotopiques pouvaient atteindre 2 ‰ pour le carbone et 3 ‰ pour l'azote, ce qui, en écologie des réseaux trophiques n'est pas négligeable et peut entraîner des interprétations différentes quant aux sources de matière organique consommées. Par exemple, si nous avons concentré nos travaux sur la seule coquille Saint-Jacques, la contribution du microphytobenthos aurait été considérée comme négligeable parce que nous n'avons pas observé de diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  des coquilles pouvant refléter la baisse de la production benthique avec la profondeur, alors que cette diminution est visible dans les muscles de l'amande de mer *Glycymeris glycymeris*. A l'inverse, si l'on avait étudié uniquement l'amande de mer, le signal du  $\delta^{13}\text{C}$  qui diminue avec la profondeur aurait été attribué à l'arrêt de la production primaire benthique et nous aurions pu considérer le microphytobenthos comme ressource dominante. Au contraire, les valeurs élevées dans les tissus de *P. maximus* au-delà de la limite de production benthique nous ont conduit à suggérer l'existence d'une autre ressource riche en  $^{13}\text{C}$  telle que les débris de macroalgues.

En revanche, si l'utilisation de plusieurs espèces s'est avérée d'un grand intérêt pour les systèmes côtiers, le fait de trouver aussi des différences inter-spécifiques dans les systèmes plus profonds a soulevé une question d'interprétation. En effet, l'utilisation de plusieurs bivalves avait pour but d'intégrer les différences spécifiques d'accès à la nourriture et les capacités de choix des particules (Hégaret *et al.*, 2007;

Shumway *et al.*, 1997), afin d'avoir une vue globale des sources trophiques possibles pour les bivalves benthiques. Nos résultats ont en effet montré des différences interspécifiques en milieu côtier mais ces différences étaient conservées dans les zones profondes du plateau continental, où la diversité des sources est censée être réduite (Fig. 5.2). Ces observations ont conduit à considérer le fractionnement isotopique entre sources et consommateurs comme dépendant de l'espèce étudiée.

Nos résultats montrent que l'on ne peut remplacer une espèce de bivalve par une autre sans introduire un biais considérable si l'on ne connaît pas leur écologie et les différences entre leurs facteurs de fractionnement respectifs. Pourtant, il serait commode d'utiliser des espèces dont les aires de répartition se chevauchent pour étudier des zones plus vastes ou des gradients bathymétriques plus étendus. En effet, les quelques études appréhendant les variations spatiales des sources de matière organique à l'échelle du plateau continental ont procédé ainsi (e.g. Fry, 1988; Mintenbeck *et al.*, 2007). Or, notre étude montre que l'utilisation des bivalves comme indicateurs de leur environnement est limitée non seulement par le comportement alimentaire des espèces (comme l'ont montré Grall *et al.*, 2006), mais également par leur fonctionnement physiologique.

Dans le cadre de cette étude, nous avons travaillé avec des outils considérés comme pertinents dans l'étude des réseaux trophiques dans les systèmes côtiers, et nous les avons appliqués à l'échelle du plateau continental. Cette approche a révélé un certain nombre de limites décrites ci-dessus et issues des difficultés d'interprétation des résultats obtenus. Il en ressort globalement que la méconnaissance de l'écologie des bivalves à la limite de leur zone de répartition limite nos observations et leur utilisation à large échelle.

## 5.3 Perspectives

Certaines questions scientifiques soulevées par cette étude sont actuellement en cours de mise en place dans le cadre de plusieurs projets. La variabilité spatiale des ressources trophiques à différentes échelles et la méta analyse des gradients obtenus font partie des interrogations prises en compte. Les projets mis en œuvre pour appréhender ces questions sont présentés dans ces perspectives. D'autres questions pourraient découler directement des résultats de cette étude. Elles se rapportent à l'utilisation des marqueurs trophiques dans les filtreurs benthiques et permettent d'envisager des applications hors du domaine de l'écologie trophique.

### 5.3.1 Variabilité des sources trophiques à différentes échelles

Cette étude a montré l'importance de l'échelle d'étude appliquée en fonction des problématiques posées. Nous avons mis en évidence des changements dans les sources trophiques dominantes entre les différentes zones du plateau continental (méso-échelle), mais des relations sources - consommateurs plus complexes ont été suggérées dans la zone côtière. Dans ce cadre, la détermination des ressources utilisées par les consommateurs primaires à micro-échelle permettrait de mieux appréhender les sources et processus trophiques régissant les zones côtières dans l'optique de les intégrer à la compréhension globale du fonctionnement du plateau continental.

Une partie de ce travail a été effectuée dans la rade de Brest en utilisant les isotopes stables d'une multitude de sources et des muscles des consommateurs primaires. Les résultats obtenus ont déjà permis de mettre en évidence des gradients de contributions du microphytobenthos, des débris de macroalgues et du matériel terrestre le long de transects estuaire – sortie de rade. Un travail similaire doit être effectué dans la Baie de Vilaine pour ensuite procéder à la comparaison des fonctionnements de ces deux systèmes. De plus, ces travaux seront complétés de l'analyse des isotopes stables dans les glandes digestives des consommateurs primaires, associée à l'analyse des acides gras et au barcoding de l'ADN, une méthode taxonomique qui utilise un marqueur génétique présent dans l'ADN d'un organisme et qui permet de l'identifier comme appartenant à une espèce particulière (Valentini *et al.*, 2009).

Parallèlement à cette approche multi-traceurs à micro-échelle, il serait possible d'envisager l'analyse des gradients similaires à ceux de notre étude décrits dans d'autres écosystèmes à l'échelle mondiale et de mettre en place une méta-analyse des patrons obtenus. En effet, la mise en place de patrons globaux dans les variations spatiales des signatures isotopiques des consommateurs primaires est l'une des étapes cruciales dans le développement de l'utilisation des isoscapes (West *et al.*, 2010). Les isoscapes sont des cartes de la répartition géographique des valeurs isotopiques dans l'environnement. Elles sont particulièrement utilisées pour

déterminer les mouvements des prédateurs marins tels que le thon ou les phoques dans les systèmes océaniques (Graham *et al.*, 2010). En effet, si un prédateur a une signature isotopique similaire à celle des sources disponibles dans la zone étudiée, c'est qu'il est un résident, alors que si les valeurs du prédateur et des sources locales sont nettement différentes, le prédateur est un immigrant d'une autre région. L'un des objectifs dans la création de cartes isotopiques (i.e. isoscapes) est donc de déterminer la signature isotopique à la base du réseau trophique la plus stable temporellement, ce qui peut être celle des consommateurs primaires qui intègrent la production marine.

Utilisant ce principe, Jennings et Warr (2003) and Barnes *et al.* (2009) ont mesuré les signatures isotopiques du pétoncle blanc *Aequipecten opercularis* en Manche, en Mer du Nord et en Mer Celtique. Ils ont utilisé ces signatures pour développer un modèle couplant la ligne de base de la chaîne trophique et les variables environnementales comme la salinité, la température et la profondeur pour ensuite déterminer l'influence de ces variables sur des consommateurs supérieurs : le merlan et la limande. Etant donnée la gamme de profondeurs des sites échantillonnés (18 à 105 m), il est probable qu'ils n'ont pas introduit de biais lié au métabolisme des pétoncles blancs.

### 5.3.2 Les suspensivores comme indicateurs trophiques

Dans l'optique d'utiliser les filtreurs benthiques comme marqueurs trophiques de l'environnement, le choix d'une ou plusieurs espèces ubiquistes sur l'ensemble de la zone d'étude est apparu primordial pour ne pas inclure de biais lié au chevauchement d'espèces ayant des facteurs de fractionnement différents. Il pourrait être intéressant de procéder aux analyses des glandes digestives et d'appliquer la méthode des acides gras aux autres bivalves utilisés dans notre étude pour confirmer les différences inter spécifiques observées avec les isotopes stables. Il serait également possible d'orienter les recherches sur d'autres suspensivores benthiques, comme les polychètes qui sont en densité élevée dans les communautés benthiques, et qui ont montré une bonne corrélation avec les signatures provenant du matériel terrestre (e.g. Darnaude *et al.*, 2004).

### 5.3.3 Importance de la boucle microbienne dans les ressources trophiques

L'utilisation des bactéries comme source trophique s'est avérée d'une importance majeure dans les systèmes profonds abordés dans notre étude. Le rôle des communautés bactériennes est également considérable en milieu côtier suite à la dégradation de la production planctonique (Jacq *et al.*, 1985; Volkman *et al.*, 2008). L'étude plus focalisée de l'assimilation des bactéries par les bivalves permettrait de développer ces résultats. S'il s'avère que certains acides gras sont caractéristiques des communautés bactériennes, les signatures isotopiques des bactéries et

notamment le  $\delta^{15}\text{N}$  dépendent largement de la nature chimique du substrat utilisé (Macko et Estep, 1984), et ne sont pas clairement déterminées. Kharlamenko *et al.* (2011) ont montré que la présence des acides gras marqueurs de bactéries coïncide avec des valeurs élevées de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  chez un bivalve détritivore. Il est également possible, pour plus de précision, de coupler acides gras et isotopes stables en mesurant spécifiquement les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des acides gras marqueurs de bactéries. Bouillon et Boschker (2006) ont pu ainsi différencier les bactéries d'origine terrestre dans la matière organique de sédiments côtiers.

### 5.3.4 Influence des conditions environnementales sur les bivalves

D'un côté, l'utilisation des isotopes stables dans les muscles des consommateurs primaires a permis d'appréhender la nature des ressources trophiques intégrées temporellement. De l'autre côté, l'analyse des acides gras a permis de mettre en évidence la sensibilité des muscles de *P. maximus* aux conditions environnementales autres que l'alimentation, telles que la salinité, la température et peut être la pression. Dans une optique de meilleure compréhension du fonctionnement des bivalves dans leur aire de répartition, l'utilisation des acides gras dans les muscles peut s'avérer être un outil pertinent. De nombreuses études sont déjà disponibles rapportant les variations des compositions en acides gras des tissus des pectinidés suite à des changements de conditions environnementales (e.g. Napolitano et Ackman, 1993; Pazos *et al.*, 1997a). Ces données pourraient être appliquées sur les coquilles prélevées aux limites de leur aire de répartition, aussi bien de profondeur ou latitudinales.

Nous avons suggéré qu'en plus de la température, la pression de la colonne d'eau pourrait influencer le fonctionnement métabolique des bivalves, en particulier dans les zones les plus profondes. La détermination de cette influence pourrait se faire en milieu expérimental. Il serait également envisageable de prélever en milieu naturel des coquilles Saint-Jacques à différentes profondeurs au sein d'une même masse d'eau dont la température est stable. Le bourrelet froid présent dans le Golfe de Gascogne répond à ces critères et son étendue spatiale permet un échantillonnage à large échelle.

Par ailleurs, nous avons profité des missions dédiées à cette étude pour prélever des échantillons de plusieurs tissus des coquilles Saint-Jacques sur le gradient nord (muscle, glande digestive, gonades femelle et mâle, branchies). Ces échantillons ont été conditionnés et préparés en vue d'une analyse histologique. L'histologie est l'étude de la structure des tissus et des cellules qui les composent. L'analyse des tissus des coquilles Saint-Jacques avec cette méthode pourrait permettre d'évaluer l'état physiologique des individus à chaque profondeur de prélèvement. Il serait ainsi possible de déterminer un gradient de capacités métaboliques, notamment en étudiant les stades de gamétogénèse (e.g. Pichaud *et al.*, 2009), la quantité de nourriture disponible (e.g. Thompson *et al.*, 1974) ou l'éventuelle présence de

---

contaminants chimiques (Garmendia *et al.*, 2011).

Nous avons aussi photographié les branchies des coquilles Saint-Jacques immédiatement après leur pêche. L'analyse des images ainsi obtenues permettra de déterminer la variabilité des surfaces branchiales sur le gradient bathymétrique. Ce paramètre pourrait participer à l'appréhension de l'état physiologique des coquilles en réponse aux caractéristiques environnementales.

### 5.3.5 Les isotopes stables comme marqueurs métaboliques

Les différences inter-spécifiques de fractionnement isotopique mises en évidence dans cette étude permettent d'envisager les isotopes stables dans les muscles des bivalves comme des éventuels indicateurs du métabolisme des espèces. A l'instar des travaux de Paulet *et al.* (2006), la comparaison des signatures isotopiques de plusieurs espèces nourries sur une même source pourrait mettre en évidence des différences de vitesses métaboliques. L'application de cette comparaison à des individus prélevés dans différentes conditions de température ou de salinité permettrait ensuite de déterminer l'amplitude des capacités d'adaptation des espèces aux changements environnementaux.

### 5.3.6 Le $\delta^{15}\text{N}$ comme traceur paléo-environnemental

Les isotopes de l'azote dans les tissus organiques ont été largement utilisés pour détecter les apports d'azote d'origine anthropique dans les systèmes aquatiques où les eaux usées sont généralement enrichies en  $^{15}\text{N}$ . Les isotopes de l'azote dans la matrice organique de coquilles des bivalves offrent la possibilité d'étendre cette approche à des situations passées en utilisant les collections de musées ou de spécimens fossiles. En effet, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  dans les coquilles de *Pecten maximus* vont de  $8,3 \pm 0,6$  ‰ dans la rade de Brest à  $3,1 \pm 1,2$  ‰ à la profondeur de 200 m au bord du plateau (Gilikin *et al.*, données non publiées). De plus, les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  dans les coquilles et les muscles sont fortement corrélées le long de ce gradient de profondeur (coquille =  $0,82 * 1,46$  muscle,  $R^2 = 0,94$ ,  $n = 4$ ). Ces données préliminaires suggèrent que la matrice organique de bivalves enregistre les valeurs environnementales de  $\delta^{15}\text{N}$  depuis les rivières vers les estuaires puis l'océan. Elle pourrait ainsi être utilisée pour retracer la dynamique de nombreuses caractéristiques environnementales comme les périodes de pollution par l'azote d'origine anthropique, le débit des rivières ou le type de végétation à travers de grands gradients écologiques.

# Bibliographie





# Bibliographie

- Alfaro, A. C., Thomas, F., Sargent, L., Duxbury, M., 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (Northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70 (1-2), 271–286. (Cité en page 45.)
- Altabet, M. A., 1988. Variations in nitrogen isotopic composition between sinking and suspended particles - implications for nitrogen cycling and particle transformation in the open ocean. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers* 35 (4), 535–554. (Cité en pages 79 et 97.)
- Ansell, A. D., 1962. Observations on burrowing in the Veneridae (Eulamellibranchia). *The Biological Bulletin* 123 (3), 521–530. (Cité en pages 8 et 28.)
- Ansell, A. D., Dao, J.-C., Mason, J., 1991. Three European scallops : *Pecten maximus*, *Chlamys (Aequipecten) opercularis* and *C. (Chlamys) varia*. In : Shumway, S. E. (Ed.), *Scallops : Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, pp. 715–751. (Cité en page 7.)
- Ansell, A. D., Trueman, E. R., 1967. Observations on burrowing in *Glycymeris glycymeris* (L.) (Bivalvia, Arcacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1 (1), 65–75. (Cité en pages 8 et 28.)
- Antonio, E. S., Kasai, A., Ueno, M., Won, N.-I., Ishihi, Y., Yokoyama, H., Yamashita, Y., 2010. Spatial variation in organic matter utilization by benthic communities from Yura River Estuary to offshore of Tango Sea, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86 (1), 107–117. (Cité en pages VIII, 81 et 91.)
- Arambalza, U., Urrutia, M. B., Navarro, E., Ibarrola, I., 2010. Ingestion, enzymatic digestion and absorption of particles derived from different vegetal sources by the cockle *Cerastoderma edule*. *Journal of Sea Research* 64 (3), 408–416. (Cité en pages 35 et 90.)
- Arzel, P., 1998. Les laminaires sur les côtes bretonnes : Evolution de l'exploitation et de la flotille de pêche, état actuel et perspectives. Editions Ifremer. (Cité en pages 35, 78 et 90.)
- Asante, K. A., Agusa, T., Kubota, R., Mochizuki, H., Ramu, K., Nishida, S., Ohta, S., Yeh, H.-m., Subramanian, A., Tanabe, S., 2008. Trace elements and stable isotope ratios (delta-13C and delta-15N) in fish from deep-waters of the Sulu Sea and the Celebes Sea. *Marine Pollution Bulletin* 60 (9), 1560–1570. (Cité en page 80.)
- Attrill, M. J., Rundle, S. D., Fraser, A., Power, M., 2009. Oligochaetes as a possible entry route for terrigenous organic carbon into estuarine benthic food webs. *Marine Ecology Progress Series* 384, 147–157. (Cité en page 79.)

- Bacon, G. S., MacDonald, B. A., Ward, J. E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles i. feeding activity and selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219 (1-2), 105–125. (Cité en pages 4 et 35.)
- Baeta, A., Pinto, R., Valiela, I., Richard, P., Niquil, N., Marques, J. C., 2009. delta N-15 and delta C-13 in the Mondego estuary food web : Seasonal variation in producers and consumers. *Marine Environmental Research* 67 (3), 109–116. (Cité en page VII.)
- Balzano, S., Pancost, R. D., Lloyd, J. R., Statham, P. J., 2011. Changes in fatty acid composition in degrading algal aggregates. *Marine Chemistry* 124 (1-4), 2. (Cité en page 13.)
- Barnes, C., Jennings, S., Barry, J. T., 2009. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the delta C-13 of marine animals. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81 (3), 368–374. (Cité en pages 7, 65 et 106.)
- Beaufort, L., Heussner, S., 2001. Seasonal dynamics of calcareous nannoplankton on a West European continental margin : the Bay of Biscay. *Marine Micropaleontology* 43 (1-2), 27–55. (Cité en page 45.)
- Bergeron, J.-P., Delmas, D., Koueta, N., 2010. Do river discharge rates drive the overall functioning of the pelagic ecosystem over the continental shelf of the Bay of Biscay (NE Atlantic) ? A comparison of two contrasting years with special reference to anchovy (*Engraulis encrasicolus* ; L.) nutritional state. *Journal of Oceanography* 66 (5), 621–631. (Cité en pages 55, 56, 60 et 64.)
- Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., Varela, M., 2006. Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 318, 89–102. (Cité en pages 36, 65, 78 et 79.)
- Bode, A., Varela, M., Prego, R., 2011. Continental and marine sources of organic matter and nitrogen for rias of Northern Galicia (Spain). *Marine Ecology Progress Series* 437, 13–26. (Cité en page 9.)
- Bouillon, S., Boschker, H. T. S., 2006. Bacterial carbon sources in coastal sediments : a cross-system analysis based on stable isotope data of biomarkers. *Biogeosciences* 3 (2), 175–185. (Cité en pages VIII, 90 et 107.)
- Brand, A., Shumway, S., Parsons, G., 2006. Chapter 12 scallop ecology : Distributions and behaviour. In : *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Vol. Volume 35. Elsevier, pp. 651–744. (Cité en pages 7, 28 et 57.)
- Brand, A. R., 1991. Scallop ecology : Distributions and behaviour. In : Shumway, S. (Ed.), *Scallops : Biology, Ecology and Aquaculture*. Elsevier, New York, pp. 517–584. (Cité en pages 7 et 98.)

- Budge, S. M., Iverson, S. J., Koopman, H. N., 2006. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids : a primer on analysis and interpretation. *Marine Mammal Science* 22 (4), 759. (Cité en page 45.)
- Budge, S. M., Parrish, C. C., McKenzie, C. H., 2001. Fatty acid composition of phytoplankton, settling particulate matter and sediments at a sheltered bivalve aquaculture site. *Marine Chemistry* 76 (4), 285–303. (Cité en pages 41 et 46.)
- Buick, D. P., Ivany, L. C., 2004. 100 years in the dark : Extreme longevity of Eocene bivalves from Antarctica. *Geology* 32 (10), 921–924. (Cité en page 36.)
- Burkhardt, S., Zondervan, I., Riebesell, U., 1999. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on C : N : P ratio in marine phytoplankton : A species comparison. *Limnology and Oceanography* 44 (3), 683–690. (Cité en page 35.)
- Burns, K. A., Smith, J. L., 1981. Biological monitoring of ambient water-quality - the case for using bivalves as sentinel organisms for monitoring petroleum pollution in coastal waters. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 13 (4), 433–443. (Cité en pages 4 et 103.)
- Cabana, G., Rasmussen, J. B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93 (20), 10844–10847. (Cité en pages 26 et 36.)
- Caers, M., Coutteau, P., Cure, K., Morales, V., Gajardo, G., Sorgeloos, P., 1999. The Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) : I. fatty acid composition and lipid content of six organs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Biochemistry and Molecular Biology* 123 (1), 89. (Cité en pages 41 et 46.)
- Caers, M., Coutteau, P., Sorgeloos, P., Gajardo, G., 2003. Impact of algal diets and emulsions on the fatty acid composition and content of selected tissues of adult broodstock of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *Aquaculture* 217 (1-4), 437. (Cité en pages 41 et 46.)
- Cai, D. L., Tan, F. C., Edmond, J. M., 1988. Sources and transport of particulate organic carbon in the amazon river and estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 26 (1), 1–14. (Cité en page 34.)
- Cano, J., Campos, J., Lopez, F. J., 2006. The influence of density and depth on the growth and survival of *Mimachlamys varia* and *Aequipecten opercularis* in Malaga (Spain). *Journal Of Shellfish Research* 25 (1), 272–273. (Cité en page 7.)
- Canuel, E. A., Cloern, J. E., Ringelberg, D. B., Guckert, J. B., Rau, G. H., 1995. Molecular and isotopic tracers used to examine sources of organic-matter and its incorporation into the food webs of San-Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 40 (1), 67–81. (Cité en pages VIII, 45 et 81.)
- Carabel, S., Godinez-Dominguez, E., Verisimo, P., Fernandez, L., Freire, J., 2006. An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food

- webs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 336 (2), 254–261. (Cité en page 79.)
- Carter, M., 06/10/2011 2009. *Aequipecten opercularis*. queen scallop. (Cité en page 7.)
- Chanton, J., Lewis, F. G., 2002. Examination of coupling between primary and secondary production in a river-dominated estuary : Apalachicola Bay, Florida, USA. Limnology and Oceanography 47 (3), 683–697. (Cité en pages 64 et 91.)
- Chapman, C., Main, J., Howell, T., Sangster, G., 1979. The swimming speed and endurance of the queen scallop *Chlamys opercularis* in relation to trawling. In : Gamble, J., George, J. (Eds.), Progress in Underwater Science. Vol. 4. Pentech Press, London, pp. 55–72. (Cité en pages 7 et 28.)
- Chassé, C., Glémarec, M., 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie sédimentaire. Journal de Recherche en Océanographie 1, 1–11. (Cité en page 15.)
- Chauvaud, L., Donval, A., Thouzeau, G., Paulet, Y. M., Nezan, E., 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France) : Influence of environmental factors and phytoplankton species composition. Comptes Rendus De L'Academie Des Sciences Serie III-Sciences De La Vie-Life Sciences 324 (8), 743–755. (Cité en page 7.)
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O., Thouzeau, G., 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem : benthic-pelagic coupling revisited. Marine Ecology Progress Series 200, 35–48. (Cité en pages 36, 57 et 98.)
- Chauvaud, L., Thébault, J., Clavier, J., Lorrain, A., Strand, O., 2010. What's hiding behind ontogenetic delta-13C variations in mollusk shells? new insights from the great scallop (*Pecten maximus*). Estuaries and Coasts 34 (2), 211. (Cité en page 7.)
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., Paulet, Y. M., 1998. Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 227 (1), 83–111. (Cité en pages VIII et 7.)
- Chen, C.-T. A., Borges, A. V., 2009. Reconciling opposing views on carbon cycling in the coastal ocean : Continental shelves as sinks and near-shore ecosystems as sources of atmospheric CO<sub>2</sub>. Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography 56 (8-10), 578. (Cité en page 64.)
- Chouvelon, T., Spitz, J., Cherel, Y., Caurant, F., Sirmel, R., Mèndez-Fernandez, P., Bustamante, P., 2011. Inter-specific and ontogenic differences in delta-13C and delta-15N values and Hg and Cd concentrations in cephalopods. Marine Ecology Progress Series 433, 107–120. (Cité en page 10.)
- Choy, E. J., Richard, P., Kim, K. R., Kang, C. K., 2009. Quantifying the trophic base for benthic secondary production in the Nakdong River estuary of Korea using stable C

- and N isotopes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382 (1), 18–26. (Cité en page 78.)
- Cividanes, S., Incera, M., Lopez, J., 2002. Temporal variability in the biochemical composition of sedimentary organic matter in an intertidal flat of the Galician coast (NW Spain). *Oceanologica Acta* 25 (1), 1–12. (Cité en pages 81 et 91.)
- Cloern, J. E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210, 223–253. (Cité en page VII.)
- Colaco, A., Prieto, C., Martins, A., Figueiredo, M., Lafon, V., Monteiro, M., Bandarra, N. M., 2009. Seasonal variations in lipid composition of the hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus azoricus* from the Menez Gwen vent field. *Marine Environmental Research* 67 (3), 146–152. (Cité en page VIII.)
- Comely, C. A., 1974. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* L. in the Clyde Sea Area. *Journal Du Conseil* 35 (3), 281–295. (Cité en page 46.)
- Compton, T. J., Kentie, R., Storey, A. W., Veltheim, I., Pearson, G. B., Piersma, T., 2008. Carbon isotope signatures reveal that diet is related to the relative sizes of the gills and palps in bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 361 (2), 104. (Cité en page 4.)
- Costanzo, S. D., O'Donohue, M. J., Dennison, W. C., Loneragan, N. R., Thomas, M., 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin* 42 (2), 149–156. (Cité en page 77.)
- Crockett, E., 2008. The cold but not hard fats in ectotherms : consequences of lipid restructuring on susceptibility of biological membranes to peroxidation, a review. *Journal of Comparative Physiology B : Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 178 (7), 795. (Cité en pages 13 et 57.)
- Dalsgaard, J., St John, M., Kattner, G., Muller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology* 46, 225–340. (Cité en pages 8, 41, 45, 54, 56 et 90.)
- Dame, R. F., 1996. *Ecology of marine bivalves : an ecosystem approach*. CRC Press. (Cité en pages VII, 4 et 103.)
- Darnaude, A. M., Salen-Picard, C., Harmelin-Vivien, M. L., 2004. Depth variation in terrestrial particulate organic matter exploitation by marine coastal benthic communities off the Rhone River delta (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 275, 47–57. (Cité en page 106.)
- de la Paz, M., Padín, X. A., Ríos, A. F., Pérez, F. F., 2010. Surface fCO<sub>2</sub> variability in the Loire plume and adjacent shelf waters : High spatio-temporal resolution study using ships of opportunity. *Marine Chemistry* 118 (3-4), 108–118. (Cité en pages 60, 64 et 93.)

- Deegan, L. A., Garritt, R. H., 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 147 (1-3), 31–47. (Cité en page 81.)
- Del Amo, Y., Le Pape, O., Tréguer, P., Queguiner, B., Menesguen, A., Aminot, A., 1997. Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. i. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series* 161, 213–224. (Cité en page 54.)
- DeNiro, M. J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42 (5), 495–506. (Cité en pages 10, 65, 80 et 95.)
- DeNiro, M. J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45 (3), 341–351. (Cité en pages 10, 36, 65 et 95.)
- Deudero, S., Cabanellas, M., Blanco, A., Tejada, S., 2009. Stable isotope fractionation in the digestive gland, muscle and gills tissues of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368 (2), 181–188. (Cité en page 10.)
- Devauchelle, N., Mingant, C., 1991. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquatic Living Resources* 4 (01), 41–51. (Cité en page 57.)
- Dubois, S., Jean-Louis, B., Bertrand, B., Lefebvre, S., 2007a. Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species : Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351 (1-2), 121–128. (Cité en page 10.)
- Dubois, S., Orvain, F., Marin-Leal, J. C., Ropert, M., Lefebvre, S., 2007b. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 336, 151–160. (Cité en pages 9, 68 et 78.)
- Dubrulle, C., Jouanneau, J. M., Lesueur, P., Bourillet, J. F., Weber, O., 2007. Nature and rates of fine-sedimentation on a mid-shelf : "La Grande Vasière" (Bay of Biscay, France). *Continental Shelf Research* 27 (16), 2099–2115. (Cité en page 80.)
- Duchemin, G., Jorissen, F. J., Le Loc'h, F., Andrieux-Loyer, F., Hily, C., Thouzeau, G., 2008. Seasonal variability of living benthic foraminifera from the outer continental shelf of the Bay of Biscay. *Journal of Sea Research* 59 (4), 297. (Cité en page 56.)
- Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M., Kooijman, S. A. L. M., 2011. Understanding the dynamics of delta-13C and delta-15N in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal of Sea Research* (in press). (Cité en page 10.)

- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F., Commarieu, M.-V., 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries : origin and lability. *Hydrobiologia* 588 (1), 245. (Cité en page 91.)
- Evans, S., Anderson, W., Jochem, F., 2006. Spatial variability in florida bay particulate organic matter composition : combining flow cytometry with stable isotope analyses. *Hydrobiologia* 569 (1), 151–165. (Cité en page 79.)
- Fanelli, E., Papiol, V., Cartes, J. E., Rumolo, P., Brunet, C., Sprovieri, M., 2011. Food web structure of the epibenthic and infaunal invertebrates on the Catalan slope (NW Mediterranean) : Evidence from delta-13C and delta-15N analysis. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 58 (1), 98. (Cité en pages VIII et 5.)
- Folch, J., Lees, M., Stanley, G. H. S., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry* 226 (1), 497–509. (Cité en page 47.)
- Fontugne, M., Duplessy, J. C., 1978. Carbon isotope ratio of marine plankton related to surface water masses. *Earth and Planetary Science Letters* 41 (3), 365–371. (Cité en page 23.)
- France, R. L., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae : foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* 124, 307–312. (Cité en pages 26, 34 et 78.)
- Fry, B., 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* 33 (5), 1182–1190. (Cité en pages 10, 23, 26, 34, 65 et 104.)
- Fry, B., 1999. Using stable isotopes to monitor watershed influences on aquatic trophodynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56 (11), 2167–2171. (Cité en pages 23 et 26.)
- Fry, B., 2002. Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients : A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries and Coasts* 25 (2), 264–271. (Cité en pages VIII, 26, 34 et 35.)
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York. (Cité en pages 36 et 97.)
- Fry, B., Lutes, R., Northam, M., Parker, P. L., Ogden, J., 1982. A 13C/12C comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs. *Aquatic Botany* 14 (0), 389. (Cité en page VIII.)
- Fry, B., Wainright, S. C., 1991. Diatom Sources Of C-13-Rich Carbon In Marine Food Webs. *Marine Ecology-Progress Series* 76 (2), 149–157. (Cité en pages 90 et 94.)
- Fujisawa, A., Dunlap, W. C., Yamamoto, Y., 2010. Vitamin E protection in the biochemical adaptation of marine organisms to cold-water environments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Biochemistry and Molecular Biology* 157 (2), 145. (Cité en pages 57 et 98.)



- Fukumori, K., Oi, M., Doi, H., Takahashi, D., Okuda, N., Miller, T. W., Kuwae, M., Miyasaka, H., Genkai-Kato, M., Koizumi, Y., Omori, K., Takeoka, H., 2008. Bivalve tissue as a carbon and nitrogen isotope baseline indicator in coastal ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79 (1), 45–50. (Cité en page 65.)
- Garmendia, L., Soto, M., Vicario, U., Kim, Y., Cajaraville, M. P., Marigomez, I., 2011. Application of a battery of biomarkers in mussel digestive gland to assess long-term effects of the Prestige oil spill in Galicia and Bay of Biscay : Tissue-level biomarkers and histopathology. *Journal Of Environmental Monitoring* 13 (4), 915–932. (Cité en page 108.)
- Gili, J.-M., Coma, R., 1998. Benthic suspension feeders : their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (8), 316–321. (Cité en page 4.)
- Gillikin, D. P., Bouillon, S., 2007. Determination of delta O-18 of water and delta C-13 of dissolved inorganic carbon using a simple modification of an elemental analyzer-isotope ratio mass spectrometer : an evaluation. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 21 (8), 1475–1478. (Cité en page 28.)
- Gillikin, D. P., Lorrain, A., Bouillon, S., Willenz, P., Dehairs, F., 2006. Stable carbon isotopic composition of *Mytilus edulis* shells : relation to metabolism, salinity, delta C-13(DIC) and phytoplankton. *Organic Geochemistry* 37 (10), 1371–1382. (Cité en page 35.)
- Glémarec, M., Le Bris, H., Leguellec, C., 1986. Modifications of coastal muddy area ecosystems of Southern Brittany. *Hydrobiologia* 142, 159–170. (Cité en page 80.)
- Gollety, C., Thiebaut, E., Davoult, D., 2011. Characteristics of the *Ascophyllum nodosum* stands and their associated diversity along the coast of Brittany, France. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (3), 569–577. (Cité en pages 35 et 90.)
- Graham, B., Koch, P., Newsome, S., McMahon, K., Auriolles, D., 2010. Using isoscapes to trace the movement and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In : West, J., Bowen, G., Dawson, T., Tu, K. (Eds.), *Isoscapes : Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth through Isotope Mapping*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 299–318. (Cité en page 106.)
- Grahl-Nielsen, O., Jacobsen, A., Christophersen, G., Magnesen, T., 2010. Fatty acid composition in adductor muscle of juvenile scallops (*Pecten maximus*) from five Norwegian populations reared in the same environment. *Biochemical Systematics and Ecology* 38 (4), 478–488. (Cité en pages 7 et 46.)
- Grall, J., Chauvaud, L., 2002. Marine eutrophication and benthos : the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8 (9), 813–830. (Cité en page VII.)
- Grall, J., Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44 (Supplement 1), 43–53. (Cité en page 36.)

- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ( $\delta N-15$  and  $\delta C-13$ ) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338 (1), 1–15. (Cité en pages VIII, 5, 26, 34, 54, 64, 90, 95 et 104.)
- Grippo, M. A., Fleeger, J. W., Dubois, S. F., Condrey, R., 2011. Spatial variation in basal resources supporting benthic food webs revealed for the inner continental shelf. *Limnology and Oceanography* 56 (3), 841–856. (Cité en page 64.)
- Grippo, M. A., Fleeger, J. W., Rabalais, N. N., Condrey, R., Carman, K. R., 2010. Contribution of phytoplankton and benthic microalgae to inner shelf sediments of the North-Central Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 30 (5), 456–466. (Cité en page 65.)
- Guest, M., Hirst, A., Nichols, P., Frusher, S., 2010. Multi-scale spatial variation in stable isotope and fatty acid profiles amongst temperate reef species : implications for design and interpretation of trophic studies. *Marine Ecology Progress Series* 410, 25–41. (Cité en page 10.)
- Guillaud, J.-F., Aminot, A., Delmas, D., Gohin, F., Lunven, M., Labry, C., Herbland, A., 2008. Seasonal variation of riverine nutrient inputs in the Northern Bay of Biscay (France), and patterns of marine phytoplankton response. *Journal of Marine Systems* 72 (1-4), 309–319. (Cité en pages IX, 45, 60, 64, 81 et 93.)
- Hanson, C. E., Hyndes, G. A., Wang, S. F., 2010. Differentiation of benthic marine primary producers using stable isotopes and fatty acids : Implications to food web studies. *Aquatic Botany* 93 (2), 114–122. (Cité en page 13.)
- Hawkins, A. J. S., Bayne, B. L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J. I. P., Navarro, E., Smith, R. F. M., Urrutia, M. B., 1998. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219 (1-2), 87–103. (Cité en page 35.)
- Hégaret, H., Wikfors, G. H., Shumway, S. E., 2007. Diverse feeding responses of five species of bivalve mollusc when exposed to three species of harmful algae. *Journal of Shellfish Research* 26 (2), 549. (Cité en pages 4 et 103.)
- Hill, J. M., McQuaid, C. D., 2008.  $\delta C-13$  and  $\delta N-15$  biogeographic trends in rocky intertidal communities along the coast of South Africa : Evidence of strong environmental signatures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80 (2), 261–268. (Cité en page VIII.)
- Hill, J. M., McQuaid, C. D., 2009a. Effects of food quality on tissue-specific isotope ratios in the mussel *Perna perna*. *Hydrobiologia* 635 (1), 81–94. (Cité en page 28.)
- Hill, J. M., McQuaid, C. D., 2009b. Variability in the fractionation of stable isotopes during degradation of two intertidal red algae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82 (3), 397–405. (Cité en page 80.)

- Hill, J. M., McQuaid, C. D., Kaehler, S., 2006. Biogeographic and nearshore-offshore trends in isotope ratios of intertidal mussels and their food sources around the coast of Southern Africa. *Marine Ecology Progress Series* 318, 63–73. (Cité en pages 36 et 90.)
- Hill, J. M., McQuaid, C. D., Kaehler, S., 2008. Temporal and spatial variability in stable isotope ratios of SPM link to local hydrography and longer term SPM averages suggest heavy dependence of mussels on nearshore production. *Marine Biology* 154 (5), 899–909. (Cité en pages 36 et 90.)
- Hily, C., Le Loc'h, F., Grall, J., Glémarec, M., 2008. Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited : Long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78 (2), 413–425. (Cité en pages 78 et 80.)
- Hu, J., Peng, P., Jia, G., Mai, B., Zhang, G., 2006. Distribution and sources of organic carbon, nitrogen and their isotopes in sediments of the subtropical Pearl River estuary and adjacent shelf, Southern China. *Marine Chemistry* 98 (2-4), 274–285. (Cité en page 80.)
- Iken, K., Bluhm, B., Dunton, K., 2010. Benthic food-web structure under differing water mass properties in the Southern Chukchi Sea. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 57 (1-2), 71–85. (Cité en pages VIII, 23, 26 et 37.)
- Jacq, E., Queguiner, B., Prieur, D., Tréguer, P., 1985. Modification de l'aspect des peuplements bactériens en relation avec un bloom phytoplanctonique en rade de Brest. *Oceanis* 11 (3), 213–222. (Cité en pages 54 et 106.)
- Jennings, S., Renones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N., Moranta, J., Coll, J., 1997. Spatial variation in the 15N and 13C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs : implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 146, 109–116. (Cité en page 65.)
- Jennings, S., Warr, K. J., 2003. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the delta N-15 of marine animals. *Marine Biology* 142 (6), 1131–1140. (Cité en pages 7, 26, 36, 37, 82 et 106.)
- Joint, I., Wollast, R., Chou, L., Batten, S., Elskens, M., Edwards, E., Hirst, A., Burkill, P., Groom, S., Gibb, S., Miller, A., Hydes, D., Dehairs, F., Antia, A., Barlow, R., Rees, A., Pomroy, A., Brockmann, U., Cummings, D., Lampitt, R., Loijens, M., Mantoura, F., Miller, P., Raabe, T., Alvarez-Salgado, X., Stelfox, C., Woolfenden, J., 2001. Pelagic production at the Celtic Sea shelf break. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 48 (14-15), 3049–3081. (Cité en pages 55 et 94.)
- Jorgensen, C. B., 1990. Bivalve filter feeding : hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen. (Cité en page 4.)
- Jouanneau, J. M., Weber, O., Cremer, M., Castaing, P., 1999. Fine-grained sediment budget on the continental margin of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 46 (10), 2205. (Cité en page 15.)

- Kach, D. J., Ward, J. E., 2008. The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Marine Biology* 153 (5), 797–805. (Cité en pages 82 et 93.)
- Kang, C. K., Sauriau, P. G., Richard, P., Blanchard, G. F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 187, 147–158. (Cité en pages 34 et 45.)
- Kennedy, P., Kennedy, H., Papadimitriou, S., 2005. The effect of acidification on the determination of organic carbon, total nitrogen and their stable isotopic composition in algae and marine sediment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19 (8), 1063–1068. (Cité en page 68.)
- Kennish, M. J., 1992. *Ecology of estuaries : anthropogenic effects*. CRC Press. (Cité en page VII.)
- Kharlamenko, V., Kiyashko, S., Rodkina, S., Svetashev, V., 2011. The composition of fatty acids and stable isotopes in the detritophage *Acila insignis* (Gould, 1861) (Bivalvia : Nuculidae) : Searching for markers of a microbial food web. *Russian Journal of Marine Biology* 37 (3), 201. (Cité en pages 45, 97 et 107.)
- Kharlamenko, V. I., Kiyashko, S. I., Rodkina, S. A., Imbs, A. B., 2008. Determination of food sources of marine invertebrates from a subtidal sand community using analyses of fatty acids and stable isotopes. *Russian Journal of Marine Biology* 34 (2), 101–109. (Cité en pages 10, 34, 45, 68 et 78.)
- Kharlamenko, V. I., Zhukova, N. V., Khotimchenko, S. V., Svetashev, V. I., Kamenev, G. M., 1995. Fatty-acids as markers of food sources in a shallow-water hydrothermal ecosystem (Kraternaya Bight, Yanhick Island, Kurile Islands). *Marine Ecology Progress Series* 120 (1-3), 231–241. (Cité en page 12.)
- Kooijman, S. A. L. M., 2010. *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*, 3rd Edition. Cambridge University Press. (Cité en page 10.)
- Kostecki, C., Le Loc'h, F., Roussel, J. M., Desroy, N., Huteau, D., Riera, P., Le Bris, H., Le Pape, O., 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground : the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, l.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research* 64 (1-2), 54–60. (Cité en pages 65, 68, 77 et 78.)
- Koutsikopoulos, C., LeCann, B., 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina* 60, 9–19. (Cité en pages 18, 26, 27, 37, 45, 47, 80 et 92.)
- Kreeger, D. A., Newell, R. I. E., 1996. Ingestion and assimilation of carbon from cellulytic bacteria and heterotrophic flagellates by the mussels *Geukensia demissa* and *Mytilus edulis* (Bivalvia, Mollusca). *Aquatic Microbial Ecology* 11 (3), 205–214. (Cité en page 97.)

- Kreeger, D. A., Newell, R. I. E., 2001. Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt marsh. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology* 260 (1), 71–91. (Cité en page 45.)
- Lampert, L., 2001. Dynamique saisonnière et variabilité pigmentaire des populations phytoplanctoniques dans l'Atlantique nord (Golfe de Gascogne). Ph.D. thesis, Université de Bretagne Occidentale. (Cité en page 97.)
- Lampert, L., Quéguiner, B., Labasque, T., Pichon, A., Lebreton, N., 2002. Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the Eastern continental shelf of the Bay of Biscay (North-East Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Continental Shelf Research* 22 (8), 1225. (Cité en pages 16 et 91.)
- Langdon, C. J., Newell, R. I. E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalves suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Marine Ecology Progress Series* 58 (3), 299–310. (Cité en pages 81 et 82.)
- Lazure, P., Garnier, V., Dumas, F., Herry, C., Chifflet, M., 2009. Development of a hydrodynamic model of the Bay of Biscay. Validation of hydrology. *Continental Shelf Research* 29 (8), 985–997. (Cité en pages 27, 47 et 55.)
- Lazure, P., Jegou, A. M., 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanologica Acta* 21 (2), 165–177. (Cité en pages 16 et 91.)
- Le Boyer, A., Cambon, G., Daniault, N., Herbette, S., Le Cann, B., Marié, L., Morin, P., 2009. Observations of the Ushant tidal front in September 2007. *Continental Shelf Research* 29 (8), 1026–1037. (Cité en pages 27, 34, 47, 69 et 78.)
- Le Bris, H., Glémarec, M., 1996. Marine and brackish ecosystems of South Brittany (Lorient and Vilaine Bays) with particular reference to the effect of the turbidity maxima. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42 (6), 737–753. (Cité en pages 69 et 80.)
- Le Loc'h, F., 2004. Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. Ph.D. thesis, Université de Bretagne Occidentale. (Cité en page 78.)
- Le Loc'h, F., Hily, C., Grall, J., 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Marine Systems* 72 (1-4), 17–34. (Cité en pages VIII, 36, 65 et 82.)
- Leal, J. C. M., Dubois, S., Orvain, F., Galois, R., Blin, J. L., Ropert, M., Bataille, M. P., Ourry, A., Lefebvre, S., 2008. Stable isotopes (delta C-13, delta N-15) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology* 153 (4), 673–688. (Cité en pages 10 et 81.)

- Lefebvre, S., Harma, C., Blin, J., 2009. Trophic typology of coastal ecosystems based on delta C-13 and delta N-15 ratios in an opportunistic suspension feeder. *Marine Ecology Progress Series* 390, 27–37. (Cité en pages 23 et 26.)
- Lesueur, P., Klingebiel, A., 1976. Carte des sédiments superficiels du plateau continental du Golfe de Gascogne - partie septentrionale (échelle 1/500 000). (Cité en page 15.)
- Lin, S., Hsieh, I. J., Huang, K.-M., Wang, C.-H., 2002. Influence of the Yangtze River and grain size on the spatial variations of heavy metals and organic carbon in the East China Sea continental shelf sediments. *Chemical Geology* 182 (2-4), 377–394. (Cité en page 80.)
- Longphuir, S. N., Clavier, J., Grall, J., Chauvaud, L., Le Loc'h, F., Le Berre, I., Flye-Sainte-Marie, J., Richard, J., Leynaert, A., 2007. Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74 (3), 367–380. (Cité en pages 34, 54 et 90.)
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Dunbar, R., Mucciarone, D., Fontugne, M., 2004. Delta C-13 variation in scallop shells : Increasing metabolic carbon contribution with body size? *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68 (17), 3509–3519. (Cité en page 34.)
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C., 2002. Differential delta C-13 and delta N-15 signatures among scallop tissues : implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275 (1), 47–61. (Cité en pages 7, 26, 28, 34, 41, 45, 46, 54, 56, 99 et 100.)
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nezan, E., Guerin, L., 2000. Growth anomalies in *Pecten maximus* from coastal waters (Bay of Brest, France) : relationship with diatom blooms. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* 80 (4), 667–673. (Cité en page VIII.)
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y. M., Naulet, N., 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta* 491 (2), 125–133. (Cité en page 28.)
- Lourey, M. J., Trull, T. W., Sigman, D. M., 2003. Sensitivity of delta N-15 of nitrate, surface suspended and deep sinking particulate nitrogen to seasonal nitrate depletion in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 17 (3), 1081. (Cité en pages 36 et 97.)
- Lunven, M., Guillaud, J. F., Youénou, A., Crassous, M. P., Berric, R., Le Gall, E., Kérouel, R., Labry, C., Aminot, A., 2005. Nutrient and phytoplankton distribution in the Loire River plume (Bay of Biscay, France) resolved by a new Fine Scale Sampler. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65 (1-2), 94–108. (Cité en pages 60, 69 et 78.)



- MacIntyre, H., Geider, R., Miller, D., 1996. Microphytobenthos : The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. i. distribution, abundance and primary production. *Estuaries and Coasts* 19 (2), 186–201. (Cité en pages 26 et 34.)
- Macko, S. A., Estep, M. L. F., 1984. Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. *Organic Geochemistry* 6 (0), 787. (Cité en pages 93, 97 et 107.)
- Mansour, M. P., Volkman, J. K., Jackson, A. E., Blackburn, S. I., 1999. The fatty acid and sterol composition of five marine dinoflagellates. *Journal Of Phycology* 35 (4), 710–720. (Cité en pages 41 et 45.)
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1 (4), 493–509. (Cité en pages 55 et 93.)
- Mariette, V., Le Cann, B., 1985. Simulation of the formation of Ushant thermal front. *Continental Shelf Research* 4 (6), 637. (Cité en page 18.)
- Martinez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S. A., Gannes, L. Z., 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84 (1), 91–111. (Cité en page 10.)
- Marty, Y., Delaunay, F., Moal, J., Samain, J. F., 1992. Changes in the fatty-acid composition of *Pecten maximus* (L.) during larval development. *Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology* 163 (2), 221–234. (Cité en page 46.)
- Mauna, A. C., Lomovasky, B. J., Franco, B. C., Schwartz, M. J., Botto, F., Acha, E. M., Lasta, M. L., Iribarne, O. O., 2010. Variations in the biological characteristics of the Patagonian scallop (*Zygochlamys patagonica*) across the Argentine shelf break front. *Journal of Shellfish Research* 29 (4), 819–825. (Cité en pages 23, 26 et 37.)
- Mayr, C. C., Forsterra, G., Haussermann, V., Wunderlich, A., Grau, J., Zieringer, M., Altenbach, A. V., 2011. Stable isotope variability in a Chilean fjord food web : implications for N- and C-cycles. *Marine Ecology Progress Series* 428, 89–104. (Cité en page VIII.)
- Mayzaud, P., Chanut, J. P., Ackman, R. G., 1989. Seasonal-changes of the biochemical-composition of marine particulate matter with special reference to fatty-acids and sterols. *Marine Ecology-Progress Series* 56 (1-2), 189–204. (Cité en page 45.)
- Mazé, R., 1987. Generation and propagation of non-linear internal waves induced by the tide over a continental slope. *Continental Shelf Research* 7 (9), 1079. (Cité en page 16.)
- McClelland, J. W., Valiela, I., 1998. Changes in food web structure under the influence of increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 168, 259–271. (Cité en pages 36 et 81.)

- McCutchan, James H., J., Lewis, William M., J., Kendall, C., McGrath, C. C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378–390. (Cité en page 10.)
- McGee, D., Laws, R., Cahoon, L., 2008. Live benthic diatoms from the upper continental slope : extending the limits of marine primary production. *Marine Ecology Progress Series* 356, 103–112. (Cité en page 78.)
- Meziane, T., Bodineau, L., Retiere, C., Thoumelin, G., 1997. The use of lipid markers to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel Bay, France. *Journal of Sea Research* 38 (1-2), 47–58. (Cité en page 45.)
- Meziane, T., Lee, S. Y., Mfilinge, P. L., Shin, P. K. S., Lam, M. H. W., Tsuchiya, M., 2007. Inter-specific and geographical variations in the fatty acid composition of mangrove leaves : implications for using fatty acids as a taxonomic tool and tracers of organic matter. *Marine Biology* 150 (6), 1103–1113. (Cité en page 13.)
- Meziane, T., Tsuchiya, M., 2000. Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecosystem, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 200, 49–57. (Cité en pages VIII et 48.)
- Middelburg, J. J., Barranguet, C., Boschker, H. T. S., Herman, P. M. J., Moens, T., Heip, C. H. R., 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon : An in situ C-13-labeling study. *Limnology And Oceanography* 45 (6), 1224–1234. (Cité en page 5.)
- Miller, C. W., Zuckerman, B., Charig, A. J., 1966. Water translocation of diazinon-C14 and parathion-S35 off a model cranberry bog and subsequent occurrence in fish and mussels. *Transactions Of The American Fisheries Society* 95 (4), 345–349. (Cité en pages 4 et 103.)
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains : Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48 (5), 1135–1140. (Cité en pages 10, 80 et 93.)
- Minchin, D., 1978. An exceptionally large scallop (*Pecten maximus* (L.)) from West Cork. *The Irish Naturalists' Journal* 19 (6), 202. (Cité en page 5.)
- Mintenbeck, K., Jacob, U., Knust, R., Arntz, W. E., Brey, T., 2007. Depth-dependence in stable isotope ratio  $\delta^{15}\text{N}$  of benthic POM consumers : The role of particle dynamics and organism trophic guild. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 54 (6), 1015–1023. (Cité en pages 26, 36 et 104.)
- Moreira-Turcq, P., Seyler, P., Guyot, J. L., Etcheber, H., 2003. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrological Processes* 17 (7), 1329–1344. (Cité en page 79.)
- Moreira-Turcq, P. F., Martin, J. M., 1998. Characterisation of fine particles by flow cytometry in estuarine and coastal arctic waters. *Journal of Sea Research* 39 (3-4), 217–226. (Cité en pages 77, 78 et 79.)



- Morin, P., Le Corre, P., Marty, Y., L'Helguen, S., 1991. Spring evolution of nutrients and phytoplankton on the Armorican shelf (North-West European shelf). *Oceanologica acta* 14 (3), 263–279. (Cité en page 45.)
- Muller, H., Blanke, B., Dumas, F., Lekien, F., Mariette, V., 2009. Estimating the Lagrangian residual circulation in the Iroise Sea. *Journal of Marine Systems* 78 (Supplement 1), 17–S36. (Cité en page 37.)
- Nadon, M. O., Himmelman, J. H., 2006. Stable isotopes in subtidal food webs : Have enriched carbon ratios in benthic consumers been misinterpreted? *Limnology and Oceanography* 51 (6), 2828–2836. (Cité en pages VIII, 34 et 93.)
- Nadon, M.-O., Himmelman, J. H., 2010. The structure of subtidal food webs in the Northern Gulf of St. Lawrence, Canada, as revealed by the analysis of stable isotopes. *Aquatic Living Resources* 23 (2), 167–176. (Cité en pages 36 et 65.)
- Napolitano, G. E., Ackman, R. G., 1993. Fatty acid dynamics in sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) from Georges Bank, Nova Scotia. *Journal of Shellfish Research* 12 (2), 267–277. (Cité en pages 41, 46, 56, 100 et 107.)
- Napolitano, G. E., MacDonald, B. A., Thompson, R. J., Ackman, R. G., 1992. Lipid composition of eggs and adductor muscle in giant scallops (*Placopecten magellanicus*) from different habitats. *Marine Biology* 113 (1), 71–76. (Cité en pages 41, 46, 57 et 98.)
- Napolitano, G. E., Pollero, R. J., Gayoso, A. M., MacDonald, B. A., Thompson, R. J., 1997. Fatty acids as trophic markers of phytoplankton blooms in the Bahia Blanca estuary (Buenos Aires, Argentina) and in Trinity Bay (Newfoundland, Canada). *Biochemical Systematics and Ecology* 25 (8), 739–755. (Cité en pages 13, 41, 45, 46, 55, 56 et 100.)
- Navarro, J. M., Fernandez-Reiriz, M. J., Labarta, U., 2006. Differential absorption of biochemical food components by the scallop *Argopecten purpuratus* exposed to different salinities and food concentrations. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 40 (3), 455–466. (Cité en pages 13 et 56.)
- Nérot, C., Lorrain, A., Grall, J., Gillikin, D. P., Munaron, J.-M., Le Bris, H., Paulet, Y. M., accepted. Stable isotope variations in benthic suspension feeders across a large depth gradient on the continental shelf. *Estuarine Coastal and Shelf Science* . (Cité en pages 65, 67, 68, 77, 79, 80, 81 et 82.)
- Nérot, C., Meziane, T., Provost-Govrich, A., Rybarczyk, H., Lee, S., 2009. Role of grapsid crabs, *Parasesarma erythrodactyla*, in entry of mangrove leaves into an estuarine food web : a mesocosm study. *Marine Biology* 156 (11), 2343–2352. (Cité en pages 10, 13 et 45.)
- Newell, R. C., Field, J. G., 1983. The contribution of bacteria and detritus to carbon and nitrogen flow in a benthic community. *Marine Biology Letters* 4 (1), 23–36. (Cité en page 4.)

- Nichols, S. J., Garling, D., 2000. Food-web dynamics and trophic-level interactions in a multispecies community of freshwater unionids. *Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 78 (5), 871–882. (Cité en page 45.)
- Oczkowski, A. J., Lewis, F. G., Nixon, S. W., Edmiston, H. L., Robinson, R. S., Chanton, J. P., 2011. Fresh water inflow and oyster productivity in Apalachicola Bay, FL (USA). *Estuaries and Coasts* 34 (5), 993–1005. (Cité en pages 77 et 81.)
- Osovitz, C. J., Hofmann, G. E., 2007. Marine macrophysiology : Studying physiological variation across large spatial scales in marine systems. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology* 147 (4), 821–827. (Cité en pages 57 et 97.)
- Page, H. M., Lastra, M., 2003. Diet of intertidal bivalves in the Ría de Arosa (NW Spain) : evidence from stable C and N isotope analysis. *Marine Biology* 143 (3), 519–532. (Cité en page 81.)
- Palacios, E., Racotta, I. S., Kraffe, E., Marty, Y., Moal, J., Samain, J. F., 2005. Lipid composition of the giant lion's-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) in relation to gametogenesis : I. fatty acids. *Aquaculture* 250 (1-2), 270–282. (Cité en pages 13, 41, 46 et 57.)
- Parnell, A., Jackson, A., 2011. siar : Stable isotope analysis in R. (Cité en page 10.)
- Parrish, C., Deibel, D., Thompson, R., 2009. Effect of sinking spring phytoplankton blooms on lipid content and composition in suprabenthic and benthic invertebrates in a cold ocean coastal environment. *Marine Ecology Progress Series* 391, 33–51. (Cité en page 55.)
- Paulet, Y. M., Lorrain, A., Richard, J., Pouvreau, S., 2006. Experimental shift in diet delta C-13 : A potential tool for ecophysiological studies in marine bivalves. *Organic Geochemistry* 37 (10), 1359–1370. (Cité en pages 10, 28, 35, 56, 80, 96, 99 et 108.)
- Pazos, A. J., Román, G., Acosta, C. P., Abad, M., Sánchez, J. L., 1997a. Seasonal changes in condition and biochemical composition of the scallop *Pecten maximus* L. from suspended culture in the Ría de Arousa (Galicia, N.W. Spain) in relation to environmental conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 211 (2), 169–193. (Cité en pages 41 et 107.)
- Pazos, A. J., Román, G., Acosta, C. P., Sánchez, J. L., Abad, M., 1997b. Lipid classes and fatty acid composition in the female gonad of *Pecten maximus* in relation to reproductive cycle and environmental variables. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Biochemistry and Molecular Biology* 117 (3), 393–402. (Cité en pages 46 et 56.)
- Peck, L. S., 2002. Ecophysiology of Antarctic marine ectotherms : limits to life. *Polar Biology* 25 (1), 31–40. (Cité en pages 57 et 97.)

- Peck, L. S., Clark, M. S., Morley, S. A., Massey, A., Rossetti, H., 2009. Animal temperature limits and ecological relevance : effects of size, activity and rates of change. *Functional Ecology* 23 (2), 248–256. (Cité en page 57.)
- Peck, L. S., Powell, D. K., Tyler, P. A., 2007. Very slow development in two Antarctic bivalve molluscs, the infaunal clam *Laternula elliptica* and the scallop *Adamussium colbecki*. *Marine Biology* 150 (6), 1191–1197. (Cité en page 36.)
- Perry, G. J., Volkman, J. K., Johns, R. B., Bavor Jr, H. J., 1979. Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43 (11), 1715. (Cité en page 41.)
- Peterson, B. J., 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs : A review. *Acta Oecologica* 20 (4), 479. (Cité en page 90.)
- Peterson, B. J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320. (Cité en pages 8, 65 et 95.)
- Phillips, D. L., Gregg, J. W., 2003. Source partitioning using stable isotopes : coping with too many sources. *Oecologia* 136 (2), 261–269. (Cité en pages 10, 68 et 79.)
- Pichaud, N., Briatte, S., Desrosiers, V., Pellerin, J., Fournier, M., Blier, P. U., 2009. Metabolic capacities and immunocompetence of sea scallops (*Placopecten magellanicus*, gmelin) at different ages and life stages. *Journal of Shellfish Research* 28 (4), 865. (Cité en page 107.)
- Pingree, R. D., Lecann, B., 1990. Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* 70 (4), 857–885. (Cité en page 94.)
- Pingree, R. D., Mardell, G. T., Holligan, P. M., Griffiths, D. K., Smithers, J., 1982. Celtic Sea and Armorican current structure and the vertical distributions of temperature and chlorophyll. *Continental Shelf Research* 1 (1), 99–116. (Cité en pages 16, 28, 57, 92 et 93.)
- Post, D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology* 83 (3), 703–718. (Cité en pages 10, 35, 37, 65, 80 et 97.)
- Price, N. M., Cochlan, W. P., Harrison, P. J., 1985. Time course of uptake of inorganic and organic nitrogen by phytoplankton in the Strait of Georgia - comparison of frontal and stratified communities. *Marine Ecology-Progress Series* 27 (1-2), 39–53. (Cité en page 93.)
- Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A. M., Lampert, L., Miller, P. I., 2004. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research* 24 (10), 1143–1163. (Cité en pages IX, 45 et 55.)
- Rabouille, C., Mackenzie, F. T., Ver, L. M., 2001. Influence of the human perturbation on carbon, nitrogen, and oxygen biogeochemical cycles in the global coastal ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65 (21), 3615–3641. (Cité en page 64.)

- Ragueneau, O., Varela, E. D., Treguer, P., Queguiner, B., Delamo, Y., 1994. Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of Western-Europe. *Marine Ecology-Progress Series* 106 (1-2), 157–172. (Cité en page 54.)
- Raikow, D. F., Hamilton, S. K., 2001. Bivalve diets in a Midwestern US stream : A stable isotope enrichment study. *Limnology And Oceanography* 46 (3), 514–522. (Cité en page 45.)
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., Richards, F. A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In : Hill, M. N. (Ed.), *The Sea*. Vol. 2. pp. 26–77. (Cité en page 35.)
- Redmond, K. J., Magnesen, T., Hansen, P. K., Strand, O., Meier, S., 2010. Stable isotopes and fatty acids as tracers of the assimilation of salmon fish feed in blue mussels (*Mytilus edulis*). *Aquaculture* 298 (3-4), 202. (Cité en page 45.)
- Reffray, G., Levier, B., Marsaleix, P., Lazure, P., Garnier, V., 2008. MERCATOR OCEAN- Intercomparaison de modèles sur le Golfe de Gascogne pour l'année 2004. Groupement d'Intérêt Public MERCATOR OCEAN . (Cité en page 37.)
- Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine Bay of Marennes-Oleron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42 (3), 347–360. (Cité en pages VIII, 5, 23, 26, 65 et 81.)
- Riera, P., Richard, P., 1997. Temporal variation of delta13C in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France) : effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series* 147, 105–115. (Cité en page 81.)
- Riera, P., Stal, L. J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G., Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes : importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* 187, 301–307. (Cité en pages VIII, 34 et 90.)
- Roditi, H. A., Fisher, N. S., Sanudo-Wilhelmy, S. A., 2000. Uptake of dissolved organic carbon and trace elements by zebra mussels. *Nature* 407 (6800), 78–80. (Cité en page 45.)
- Saino, T., Hattori, A., 1987. Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its 15N natural abundance in the Pacific and its marginal seas. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 34 (5-6), 807–827. (Cité en page 93.)
- Sakamoto, K., Touhata, K., Yamashita, M., Kasai, A., Toyohara, H., 2007. Cellulose digestion by common japanese freshwater clam *Corbicula japonica*. *Fisheries Science* 73 (3), 675. (Cité en page 91.)
- Sampaio, L., Freitas, R., Máguas, C., Rodrigues, A., Quintino, V., 2010. Coastal sediments under the influence of multiple organic enrichment sources : An evaluation

- using carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Pollution Bulletin* 60 (2), 272–282. (Cité en page 79.)
- Saout, C., Quéré, C., Donval, A., Paulet, Y.-M., Samain, J.-F., 1999. An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture* 172 (3-4), 301–314. (Cité en pages 7 et 57.)
- Sargent, J. R., Parkes, R. J., Mueller-Harvey, I., Henderson, R. J., 1987. Lipid biomarkers in marine ecology. In : Sleigh, M. A. (Ed.), *Microbes in the Sea*. Wiley and Sons, New York, pp. 119–138. (Cité en pages 41 et 45.)
- Savina, M., Pouvreau, S., 2004. A comparative ecophysiological study of two infaunal filter-feeding bivalves : *Paphia rhomboïdes* and *Glycymeris glycymeris*. *Aquaculture* 239 (1-4), 289–306. (Cité en page 8.)
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area : A stable isotopes evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77 (3), 523–534. (Cité en page VIII.)
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., 2010. Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research* 63 (1), 24–35. (Cité en pages 35, 36, 78 et 90.)
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., Grall, J., 2009. A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology* 157 (2), 2883–294. (Cité en page VIII.)
- Schmidt, F., Hinrichs, K.-U., Elvert, M., 2010. Sources, transport, and partitioning of organic matter at a highly dynamic continental margin. *Marine Chemistry* 118 (1-2), 37–55. (Cité en page 80.)
- Shumway, S., Cucci, T., Lesser, M., Bourne, N., Bunting, B., 1997. Particle clearance and selection in three species of juvenile scallops. *Aquaculture International* 5 (1), 89. (Cité en pages 4 et 104.)
- Silina, A. V., Zhukova, N. V., 2007. Growth variability and feeding of scallop *Patinopecten yessoensis* on different bottom sediments : Evidence from fatty acid analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348 (1-2), 46–59. (Cité en pages 41, 46 et 56.)
- Silina, A. V., Zhukova, N. V., 2009. Topical and trophic relationships in a boring polychaete-scallop association : fatty acid biomarker approach. *Marine Ecology Progress Series* 394, 125–136. (Cité en page 45.)
- Sinensky, M., 1974. Homeoviscous adaptation - homeostatic process that regulates viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 71 (2), 522–525. (Cité en pages 57 et 98.)

- Smith, K. L., Teal, J. M., 1973. Deep-sea benthic community respiration : an in situ study at 1850 meters. *Science* 179 (4070), 282–283. (Cité en page 36.)
- Soudant, P., Moal, J., Marty, Y., Samain, J. F., 1996. Impact of the quality of dietary fatty acids on metabolism and the composition of polar lipid classes in female gonads of *Pecten maximus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 205 (1-2), 149. (Cité en page 57.)
- Tamura, Y., Tsuchiya, M., 2011. Floating mucus aggregates derived from benthic microorganisms on rocky intertidal reefs : Potential as food sources for benthic animals. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94 (3), 199. (Cité en pages 13 et 15.)
- Telahigue, K., Rabeh, I., Chetoui, I., Romdhane, M. S., El Cafsi, M., 2010. Effects of decreasing salinity on total lipids and fatty acids of mantle and gills in the bivalve *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) under starvation. *Cahiers De Biologie Marine* 51 (3), 301–309. (Cité en page 56.)
- Tesi, T., Miserocchi, S., Goñi, M. A., Langone, L., Boldrin, A., Turchetto, M., 2007. Organic matter origin and distribution in suspended particulate materials and surficial sediments from the Western Adriatic Sea (Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73 (3-4), 431–446. (Cité en page 80.)
- Thompson, R. J., Ratcliff, Na, Bayne, B. L., 1974. Effects of starvation on structure and function in digestive gland of mussel (*Mytilus edulis* L.). *Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom* 54 (3), 699–712. (Cité en page 107.)
- Trull, T. W., Davies, D., Casciotti, K., 2008. Insights into nutrient assimilation and export in naturally iron-fertilized waters of the Southern Ocean from nitrogen, carbon and oxygen isotopes. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 55 (5-7), 820–840. (Cité en page 36.)
- Turekian, K. K., Cochran, J. K., Kharkar, D. P., Cerrato, R. M., Rimasvaisnys, J., Sanders, H. L., Grassle, J. F., Allen, J. A., 1975. Slow growth-rate of a deep-sea clam determined by RA-228 chronology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72 (7), 2829–2832. (Cité en page 36.)
- Turner, J. T., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 27 (1), 57–102. (Cité en page 93.)
- Utting, S. D., Millican, P. F., 1998. The role of diet in hatchery conditioning of *Pecten maximus* L. : a review. *Aquaculture* 165 (3-4), 167–178. (Cité en pages 7, 41 et 46.)
- Valentini, A., Pompanon, F., Taberlet, P., 2009. DNA barcoding for ecologists. *Trends In Ecology and Evolution* 24 (2), 110–117. (Cité en page 105.)
- Vander Zanden, M. J., Rasmussen, J. B., 1999. Primary consumer d13C and d15N and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80 (4), 1395–1404. (Cité en pages 36, 65 et 77.)

- Vanderklift, M., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment : a meta-analysis. *Oecologia* 136 (2), 169–182. (Cité en pages 35 et 80.)
- Varela, M., Bode, A., Morán, X., Valencia, J., 2006. Dissolved organic nitrogen release and bacterial activity in the upper layers of the Atlantic Ocean. *Microbial Ecology* 51 (4), 487–500. (Cité en pages 36 et 97.)
- Vause, B. J., Beukers-Stewart, B. D., Brand, A. R., 2007. Fluctuations and forecasts on the fishery for queen scallops (*Aequipecten opercularis*) around the Isle of Man. *Ices Journal of Marine Science* 64 (6), 1124–1135. (Cité en page 7.)
- Vinagre, C., Máguas, C., Cabral, H. N., Costa, M. J., 2011. Spatial variation in river runoff into a coastal area : An ecological approach. *Journal of Sea Research* 65 (3), 362–367. (Cité en page 77.)
- Vincent, A., Kurc, G., 1969. Hydrologie, variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Revue des travaux de l'institut des pêches maritimes* 33, 79–96. (Cité en pages 16 et 92.)
- Volkman, J. K., Jeffrey, S. W., Nichols, P. D., Rogers, G. I., Garland, C. D., 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 128 (3), 219. (Cité en pages 41 et 45.)
- Volkman, J. K., Revill, A. T., Holdsworth, D. G., Fredericks, D., 2008. Organic matter sources in an enclosed coastal inlet assessed using lipid biomarkers and stable isotopes. *Organic Geochemistry* 39 (6), 689–710. (Cité en pages 13 et 106.)
- Ward, J. E., Shumway, S. E., 2004. Separating the grain from the chaff : particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300 (1-2), 83–130. (Cité en pages 4 et 35.)
- West, J., Bowen, G., Dawson, T., Tu, K., 2010. *Isoscapes : Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*, 1st Edition. Elsevier. (Cité en page 105.)
- Wilson, R. M., Chanton, J., Lewis, G., Nowacek, D., 2009. Isotopic variation (delta-15N, delta-13C, and delta-34S) with body size in post-larval estuarine consumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83 (3), 307–312. (Cité en page 9.)
- Yokoyama, H., Ishihi, Y., 2003. Feeding of the bivalve *Theora lubrica* on benthic microalgae : isotopic evidence. *Marine Ecology Progress Series* 255, 303–309. (Cité en pages 10 et 77.)
- Yokoyama, H., Ishihi, Y., 2007. Variation in food sources of the macrobenthos along a land-sea transect : a stable isotope study. *Marine Ecology Progress Series* 346, 127–141. (Cité en page 77.)

# Nouveau Chapitre de Thèse





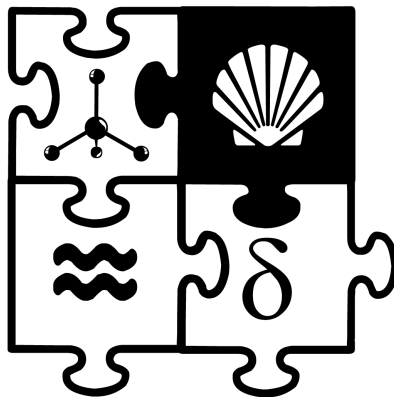


Valorisation des compétences :  
"un nouveau chapitre de la thèse".

Caroline Nérot

Mentor : Yanys Wessels  
Juin 2011

## Relations entre les bivalves marins et leur environnement



Sujet académique de la thèse :

Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique de l'écosystème côtier

Ecole Doctorale des Sciences de la Mer  
Université de Bretagne Occidentale

Directeur de thèse : Yves-Marie Paulet  
Encadrants scientifiques : Jacques Grall, Anne Lorrain  
Date probable de soutenance : décembre 2011

Dans le cadre des formations proposées par l'Ecole Doctorale des Sciences de la Mer, j'ai participé en juin 2011 à l'atelier "Nouveau Chapitre de la Thèse", en partenariat avec l'Intelligence (ancienne Association Bernard Gregory). Cet atelier a pour but de conduire le doctorant à regarder la thèse non plus uniquement comme un sujet scientifique, mais comme une expérience personnelle et professionnelle. Grâce à cet atelier, j'ai pu faire le point sur les compétences techniques, scientifiques et de gestion de projet que j'ai pu utiliser et acquérir pendant ma thèse. J'ai également appris à mettre ces compétences en avant pour les valoriser auprès d'employeurs potentiels.

## Cadre général et enjeux de la thèse

Dans ce chapitre, je décris le projet de thèse dans son contexte scientifique et relationnel, et comment j'en suis devenue responsable.

### Présentation succincte

#### – Enjeux

Ce projet de thèse s'inscrit dans l'enjeu général qui intéresse les scientifiques de l'environnement, c'est-à-dire la connaissance approfondie des **relations entre un organisme et son milieu** d'une part, et comment cet organisme peut être utilisé comme **marqueur de son environnement** d'autre part.

Ce projet peut avoir, à long terme, une implication sur la gestion des stocks des coquilles Saint-Jacques sur les côtes françaises. En effet, à partir du moment où l'on connaît mieux les conditions idéales de vie d'une espèce, on peut l'utiliser dans l'aquaculture.

#### – Résumé

En biologie marine, les scientifiques cherchent généralement à mieux comprendre les relations entre un écosystème et les animaux qui y vivent. Pour répondre à cette problématique, il faut **mesurer les caractéristiques du milieu** comme la température, les courants, la quantité et la qualité de nourriture, ce qui peut être très difficile à mettre en place.

Heureusement, certains animaux comme les **coquillages** ont des capacités à **enregistrer et à conserver** des traces de ce qui se passe autour d'eux. Je travaille sur certains de ces coquillages que l'on appelle bivalves, comme la coquille Saint-Jacques, qui filtrent l'eau pour se nourrir. Les particules présentes dans l'eau varient en composition et en quantité en fonction du site étudié. Les molécules chimiques qui composent ces particules sont considérées comme des marqueurs de l'environnement. Or, en filtrant, les bivalves stockent les molécules de nourriture et les utilisent pour fabriquer leurs tissus comme le muscle qui sont réputés pour garder les molécules intactes.

A partir de ces principes, mon étude comporte **trois objectifs** :

- ★ décrire les différentes sources de nourriture disponibles pour des bivalves vivant entre 20 et 200m de profondeur.
- ★ établir des relations entre la composition de la nourriture et la température de l'eau, les courants, les saisons.
- ★ déterminer comment font ces coquillages pour vivre aux plus grandes profondeurs.

## Contexte de la thèse

### – Place de la thèse dans le projet global de l'équipe

Parmi les bivalves que j'étudie, la coquille Saint-Jacques est une espèce qui est très étudiée dans l'équipe. Les valves de coquillage sont utilisées comme enregistreur des variations de température et de nourriture à l'échelle de la saison. Géographiquement, ce sont les coquilles présentes sur le littoral, comme en Rade de Brest et commercialement exploitables qui sont étudiées.

**Ce que j'apporte de nouveau**, c'est

- ★ l'utilisation d'un tissu interne aux bivalves, le muscle, comme indicateur de l'environnement.
- ★ un périmètre d'étude beaucoup plus vaste que la Rade de Brest qui va jusqu'aux zones les plus profondes des côtes françaises (200m).
- ★ l'introduction d'autres bivalves (la praire, le pétoncle blanc...) pour confirmer les résultats obtenus avec la coquille Saint-Jacques.

### – Situation au regard de la concurrence

L'étude des bivalves de la famille de la coquille Saint-Jacques est assez répandue dans le monde, mais essentiellement dans le but d'améliorer les conditions d'aquaculture, ce qui ne touche pas directement mon projet.

Une partie de la communauté scientifique qui travaille sur l'environnement marin utilise également les bivalves comme enregistreur de leur milieu de vie, avec des techniques d'analyses similaires à celles que j'utilise. En revanche, j'étudie une zone de l'océan sur laquelle ces techniques n'ont pas été utilisées. Ainsi, ce projet peut être vu comme un **apport à la connaissance générale** de tous les écosystèmes marins du monde.

### – Compétences mobilisées

Les compétences scientifiques apportées sur ce projet concernent deux axes selon le regroupement des chercheurs :

- ★ ceux qui ont une **connaissance des bivalves** que j'utilise, et notamment la coquille Saint-Jacques (on l'aura compris). Ce sont principalement des **biologistes**.
- ★ ceux qui apportent des **connaissances sur le système** dans lequel vivent ces bivalves. Cela regroupe les **physiciens** qui étudient les courants le long des côtes françaises et les **chimistes** qui étudient la qualité et la quantité des sources de nourriture.

Pour le projet, un certain nombre de personnel d'assistance à la recherche (technicien, assistant ingénieur, stagiaires) a été mobilisé, principalement pour les missions de prélèvement, mais aussi pour les analyses en laboratoire.

– Appartenance de l'équipe à des réseaux scientifiques, socio-économiques

L'équipe dans laquelle je travaille fait partie de l'Institut Universitaire Européen de la Mer, qui constitue un pôle de recherche dans tous les domaines touchant aux sciences de la mer. Cet environnement de travail permet beaucoup d'**échanges et de relations** avec les autres équipes de l'Institut.

De par ses financements, le projet de thèse dont j'ai la responsabilité s'inscrit dans trois structures qui permettent, parfois, des relations avec d'autres équipes ou laboratoires français :

- ★ le Programme National Environnement Côtier (PNEC), qui vise à développer les recherches le littoral en attribuant des financements de fonctionnement sur dossiers.
- ★ le Groupement d'Intérêt Scientifique (GIS), avec un label qui permet des financements pouvant intervenir sur des points précis du projet de thèse.
- ★ le pôle Recherche de la Région Bretagne, qui assure le financement de mon contrat et de ma participation à des congrès.

## Moi dans ce contexte

– Raisons de mon choix de faire une thèse

Lors de ma candidature à ce projet, j'ai considéré la préparation d'un doctorat comme une **expérience professionnelle conséquente**, de par la durée du projet et les moyens personnels à développer pour aboutir à des résultats. Ma formation en **chimie** et en **sciences de la mer** m'a amené à travailler au sein de plusieurs laboratoires en France et à l'étranger. Ces expériences m'ont convaincues que je souhaitais faire de la recherche, et il m'est apparu évident, au vu du manque de disponibilité d'emplois, qu'une thèse était un pas nécessaire dans mon **projet de carrière**. Je tenais toutefois à postuler sur des sujets de thèses qui remplissaient certains critères :

- ★ impliquer des sorties de prélèvements en mer et des périodes d'analyse en laboratoire.
- ★ développer mes connaissances sur les relations organisme-milieu.
- ★ utiliser des techniques chimiques appliquées à de la biologie.

– Mon rôle dans la définition et la programmation du projet

Ce projet a été défini lors de la demande de financement par mes responsables, et je n'ai donc pas participé à son élaboration avant mon recrutement. En revanche, comme dans tous projets de thèse, des **améliorations et réorientations** ont été apportées en cours de route, suite à des discussions avec mes responsables et d'autres intervenants.

## Déroulement, gestion et coût estimé de mon projet

Dans cette partie, je mettrai en évidence tous les aspects de gestion liés à mon projet, depuis les facteurs de risques et de succès jusqu'au coût de cette thèse.

### Préparation et cadrage du projet

#### – Facteurs de succès et de risques, stratégies envisagées

Il y a deux principaux facteurs qui favorisaient le succès de ce projet :

- ★ début du projet et des missions de prélèvements avant mon arrivée, apportant du matériel pour commencer à travailler.
- ★ utilisation de deux méthodes analytiques dont les protocoles sont connus, peut importe le type d'échantillon que l'on étudie.

D'autre part, les risques majeurs pouvant impacter ce projet sont liés aux missions de prélèvements à bord de bateaux de pêches scientifiques :

- ★ les conditions météorologiques influencent le plan d'échantillonnage, c'est-à-dire qu'il faut prévoir quels sites peuvent être atteints en bateau si la météo n'est pas favorable.
- ★ les périodes de disponibilité des bateaux sont établies environ un an à l'avance et ne sont pas modifiables. Si lors d'une mission, tous les sites étudiés n'ont pas été échantillonnés, on ne peut pas prolonger la mission.
- ★ je n'étais pas assurée de trouver toutes les espèces de bivalves à toutes les stations. Il m'a donc fallu modifier au jour le jour les prélèvements en fonction de ce que l'on trouvait en pêchant.

#### – Choix des partenaires nationaux ou internationaux

D'emblée, dans le projet, il y avait un certain nombre de partenaires, qu'ils soient pour l'analyse des échantillons ou pour leur connaissance des sites d'études.

Au cours de la deuxième année de thèse, j'ai rencontré un problème au niveau du laboratoire d'accueil des analyses de lipides, qui s'est désisté. Il m'a donc fallu trouver un autre laboratoire à travers une de mes connaissances de travail, qui est maintenant un partenaire à part entière du projet.

#### – Mobilisation de financements externes à l'équipe

Le financement principal de mon projet de thèse provient de la Région Bretagne et est soumis à des rapports bi-annuels que j'ai rédigés sur l'avancement de mes travaux. De plus, j'ai engagé une demande de financement auprès d'un groupement scientifique européen qui a été acceptée.

#### – Gestion des aspects contractuels

L'unique aspect contractuel de ma thèse concerne les autorisations de naviguer pour les missions de prélèvements. En effet, nous traversons des zones soumises à une réglementation, notamment militaire, et devons adresser nos plans de missions détaillés à la préfecture maritime.

## Conduite du projet

Depuis le début de mon projet, j'ai mené de front tous les aspects nécessaires au bon déroulement et à l'achèvement de ma thèse. Ce qui englobe le **travail expérimental** (missions et analyses), la partie **interprétation** (résultats, statistiques), le **travail administratif** (commandes, préparation de mission) et enfin le **côté relationnel** (réunions, congrès, comités).

### – Principales étapes de la thèse

Parmi les différentes phases de mon projet, **l'obtention et la gestion des échantillons** a représenté la majeure partie de mon travail pendant les deux premières années. Ma dernière année de thèse est complètement focalisée sur **l'interprétation** des résultats et la **rédaction** de mon manuscrit.

Par ailleurs, j'ai obtenu mes résultats au fur et à mesure des missions en mer et de l'avancement des sous-traitants. J'ai donc constamment travaillé sur le **traitement** et **l'interprétation** des données acquises.

J'ai également procédé à des **recherches bibliographiques** tout au long de ma thèse, en variant les domaines selon les échantillons sur lesquels je travaillais.

Enfin, mon travail de **communication** écrite ou orale a pris place ponctuellement en fonction des séminaires et des deux congrès auxquels j'ai participé.

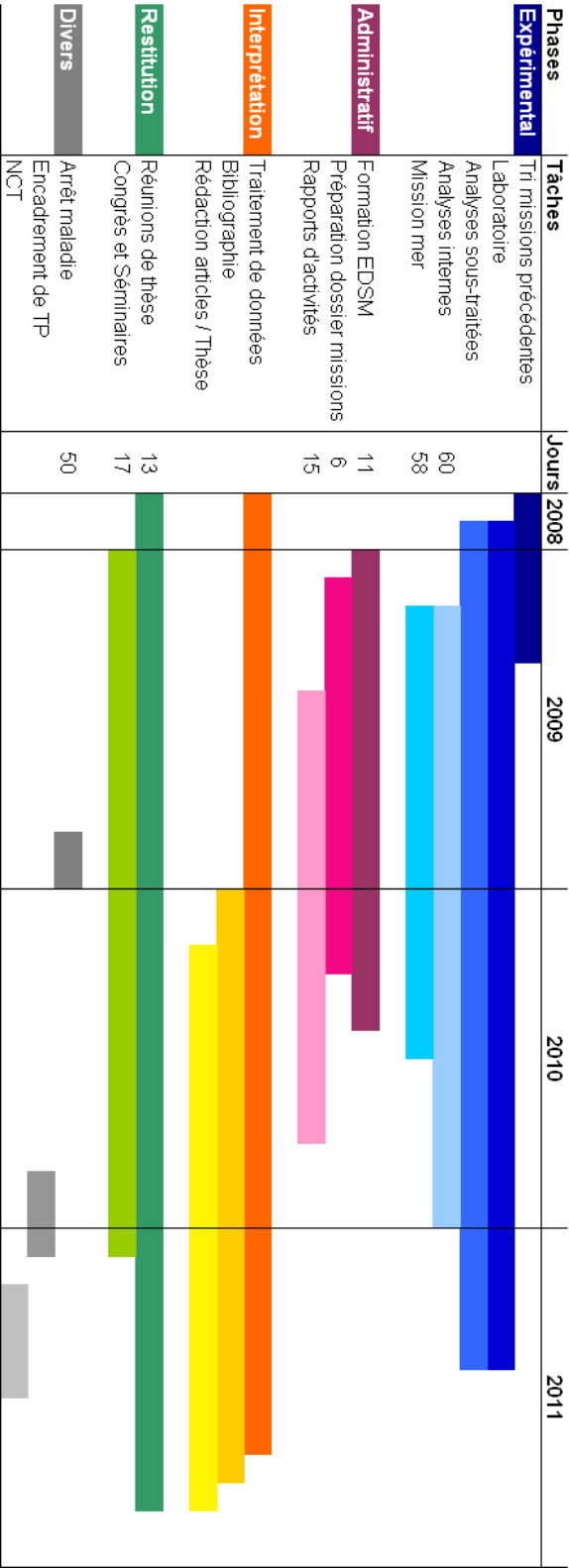
Afin de **valider les résultats** obtenus et **d'envisager des ajustements** pour les missions à venir, j'ai eu de nombreux **échanges** avec mes deux responsables scientifiques. Nous avons également discuté de l'avancée des travaux et **défini des priorités**.

Ces échanges étaient ponctués par des réunions plus formelles :

- ★ un **comité de thèse** au début de ma première année, avec des chercheurs extérieurs au projet. Ce comité m'a permis de valider des résultats préliminaires que nous avons décidé de publier rapidement.
- ★ des **réunions d'équipe** regroupant mes encadrants directs et nos collaborateurs. Ces réunions m'ont permis de présenter oralement l'avancée de mes travaux et des interprétations sur les questions scientifiques. J'ai ainsi pu ajuster mes recherches sur des questions précises qui formeront le plan de mon manuscrit de thèse.

En plus de ces réunions, j'ai également pu **mettre en évidence l'avancée de mon projet** en rédigeant les rapports annuels validant le renouvellement du financement de la Région Bretagne (mon contrat) et les rapports bi-annuels pour le versement du budget de fonctionnement.





– Gestion des relations avec les partenaires

Les quatre principaux partenaires avec qui je travaille sont des chercheurs qui, chacun, **apportent une expertise** sur un point particulier de ma thèse, comme une zone d'étude ou une méthode d'analyse.

La **mise en place des collaborations** avec l'Agrocampus de Rennes, la Station Marine d'Arcachon et le Laboratoire de Chimie à Brest a été faite par mes encadrants dès le début du projet. Toutefois, dès mon arrivée, **j'ai entièrement géré** les échanges directs avec ces partenaires, dans certains cas en association avec mes encadrants.

Par ailleurs, **j'ai initié la collaboration** avec le laboratoire BOREA à Paris, pour palier à un désistement du laboratoire de Chimie à Brest.

Ainsi, je suis en relation avec ces quatre partenaires à différents moments de mon projet :

- ★ lors des **missions** de prélèvements (Rennes, Arcachon).
- ★ pour **l'analyse des échantillons** dans leur laboratoire (Paris, Arcachon).
- ★ pour des **réunions de travail**, soit en particulier pour discuter sur des résultats, soit avec l'équipe du projet pour valider les actions de travail menées.

Deux autres partenariats importants concernent les laboratoires dans lesquels **j'ai sous-traité l'analyse** d'une partie de mes échantillons, l'un à La Rochelle, l'autre au Canada. Les relations avec ces laboratoires concernent **la négociation du nombre** d'échantillons et **des délais** d'analyse, le transfert des données.

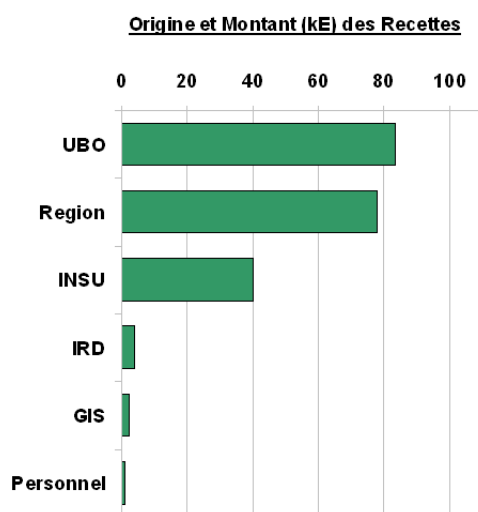
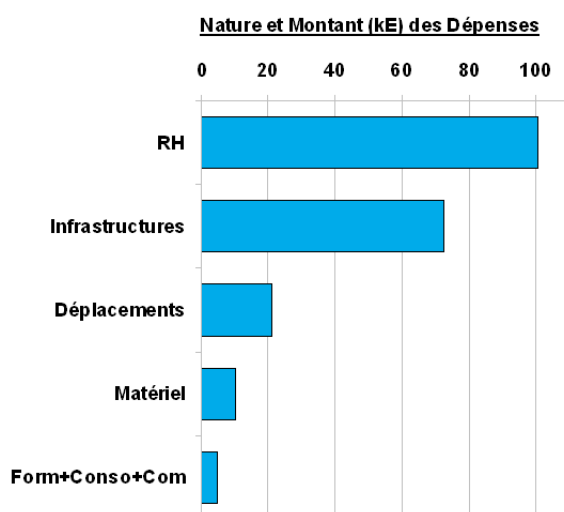
– Problèmes rencontrés et solutions apportées

Le principal problème rencontré au cours de ma thèse a été le **désistement d'un partenaire** : je ne pouvais plus effectuer les analyses prévues au Laboratoire de Chimie à Brest à cause de l'impossibilité de collaboration avec le personnel technique, du fait de son indisponibilité imprévue. Les résultats que je devais obtenir représentent toute une partie de mon projet. Avec mon partenaire chercheur de ce labo, nous avons essayé de trouver un autre laboratoire d'accueil à Brest, en vain. Finalement, j'ai **pris contact** avec un ancien encadrant de stage qui m'a accueillie à Paris et qui est maintenant un collaborateur scientifique à part entière. De plus, **j'ai créé une relation de travail** entre ces deux chercheurs autour de ma thématique.

## Estimation et prise en charge du coût du projet

Dans cette partie, j'évalue les coûts liés à mon projet, aussi bien pour les ressources humaines que pour les analyses, le matériel et les déplacements. J'indique également l'origine des financements de ce projet, et comment les recettes sont réparties entre les différentes dépenses.

		ORIGINE						
		UBO	Région	INSU	IRD	GIS	Personnel	Total
NATURE	RH	10 935	77 220	8 192	2 284	1 948		100 579 €
	Infrastructures	70 524			1 827			72 351 €
	Déplacements		604	20 291		151		21 045 €
	Matériel			10 000				10 000 €
	Formation	1 982					1 110	3 092 €
	Consommables			1 435				1 435 €
	Doc & Com	50						50 €
	<b>Total</b>	<b>83 492 €</b>	<b>77 824 €</b>	<b>39 917 €</b>	<b>4 111 €</b>	<b>2 099 €</b>	<b>1 110 €</b>	<b>208 553 €</b>



La majorité des dépenses associées à ma thèse sont les salaires des personnes impliquées, c'est à dire moi-même et mes trois encadrants. Sont incluses dans cette catégorie Ressources humaines les analyses effectuées en sous-traitance. Viennent s'ajouter à cela le coût "infrastructures" qui représente 80% des salaires chargés. Mes déplacements en congrès ou en mission représentent également une part importante du budget de ce projet.

Les recettes proviennent principalement de l'Université de Bretagne Occidentale (UBO) d'une part, notamment pour les salaires de mes encadrants et le paiement des infrastructures, de la Région Bretagne d'autre part, pour mon salaire et mes déplacements. L'INSU est la source principale pour le financement des campagnes, l'achat du matériel et le paiement des analyses.

## Compétences, savoir-faire, qualités professionnelles et personnelles

Je récapitule dans cette partie les différentes compétences que j'ai acquises pour mener à bien mon projet de thèse et aussi celles que j'avais déjà et que j'ai développées et adaptées au cours de ces trois années.

### Domaines d'expertise scientifique, sociologique, économique, technique

La réalisation de mon travail de thèse m'a conduite à développer des compétences scientifiques et techniques pointues dans les domaines suivants :

- ★ **analyse des isotopes stables** : utilisation/adaptation des méthodes de préparation de différents types d'échantillons ; interprétation des résultats.
- ★ **analyse des acides gras** : extraction à partir d'organes, identification en chromatographie liquide haute performance, analyse des chromatogrammes et interprétation des résultats.
- ★ **analyse de l'eau** : prélèvements et filtration d'eau ; analyse des contenus organiques (chlorophylle et matières en suspension), interprétation des résultats

### Connaissances acquises

Lors de ma thèse j'ai acquis et utilisé des connaissances scientifiques et techniques dans les domaines suivants :

- ★ **océanographie** : biologie des bivalves ; circulation des masses d'eau dans la zone étudiée.
- ★ **informatique** : traitement de données (Excel, Sigmaplot), analyses statistiques (Statgraphic, ExcelStat), rédaction (Word, TexWorks), présentations/posters (Powerpoint), base de données bibliographiques (EndNote, Bibteck).
- ★ **communication** écrite (rapport, synthèse, poster) et orale (présentation) en français et en anglais.

### Compétences méthodologiques

Les compétences que j'ai acquises et utilisées d'un point de vue méthodologique se répartissent dans les domaines suivants :

- ★ **échantillonnage scientifique** : prélèvements de poissons (chalut à perche, chalut à panneau), de bivalves (drague à coquille, drague à praire), de sédiments (carottier, benne Van Veen), d'eau (bouteille Niskin).
- ★ **analyses biochimiques** : utilisation d'une chaîne de chromatographie gazeuse-spectrométrie de masse (GCMS) et encapsulation de matériel pour l'analyse des isotopes stables.
- ★ **analyses des tissus** : dissection, lyophilisation, broyage.
- ★ **manutention** : sur le bateau, installation et fixation du matériel de laboratoire "avec les moyens du bord" ; transfert du matériel (transpalette).

## Méthodes de travail, gestion du temps, travail en équipe

Devoir mener à bien ce projet en trois ans, en tenant compte des différentes phases de travail et en y intégrant les imprévus m'a mené à organiser mon travail. Il m'a également fallu tenir compte des disponibilités de mes encadrants et de mes collègues pour planifier les différentes tâches.

- méthodes de travail et gestion du temps

J'ai appris à **alterner** les différentes tâches liées à mon projet de thèse, à l'échelle

d'une journée, d'une semaine ou d'un mois. Pour cela, j'ai choisi d'établir une liste des **priorités** et des **échéances**. Cette méthode de travail me permet de **moduler** mes activités et **l'intensité** de mon travail pour pouvoir y **intégrer** des tâches supplémentaires ou des périodes de **disponibilité** pour les autres.

- travail en équipe

- ★ Lors de mes expérimentations en laboratoire, j'ai peu travaillé en équipe dans le sens où je suis la seule à travailler sur ce projet, et ces méthodes. Toutefois, les locaux et le matériel étant partagés, j'ai souvent interagi avec les autres pour **organiser le temps et l'espace commun**.

- ★ Lors des prélèvements en mer en revanche, le travail en équipe est irremplaçable. En tant que responsable de mon projet, j'abordais souvent un **rôle décisionnaire** (sous aval de mon encadrant) pour, par exemple, apporter des modifications au plan d'échantillonnage prévu en fonction de la météo, du rendement des prélèvements ou du temps imparti. Le travail en mer implique également une très forte **collaboration** entre les scientifiques et une **pluridisciplinarité**, chacun ayant une tâche attitrée mais pouvant **aider ou remplacer** un collègue en cas de besoin. En plus des relations avec les scientifiques, une mission en mer implique de travailler et de collaborer également avec le personnel de l'équipage. Cet aspect est important car j'ai été capable d'**expliquer** ce que l'on faisait et pourquoi, ce qui a permis à l'équipage de se sentir impliqué dans ma démarche scientifique.

## Savoir-faire organisationnel, administratif

En plus des aspects scientifiques, ce projet de thèse m'a permis de mettre en place et de développer un certain nombre de savoirs-faire parallèles.

- organisation

La restitution de mes résultats de thèse s'est faite au cours de ces trois années à

l'occasion de réunions de mes encadrants et de mes partenaires, réunions dont j'ai totalement pris en main l'organisation.

D'autre part, j'ai organisé les missions en mer, en collaboration avec mes encadrants. Cela consiste entre autres, en l'anticipation pour les côtés administratifs,

la gestion du planning ou la préparation du matériel.

En dehors de mon projet de thèse, j'ai participé à l'organisation d'un colloque de vulgarisation des recherches sur la mer. Dans ce cadre, j'avais comme rôle de **dé-marcher** les sponsors d'une part, et de **négocié** avec les fournisseurs d'autre part.

– administratif

Mes activités de thèse m'ont conduite à prendre en main les demandes de devis

et les commandes du matériel nécessaire à mon travail. Par ailleurs, j'ai géré les côtés administratifs des missions en mer et de mes déplacements en France et à l'étranger. En parallèle j'ai occupé les fonctions de secrétaire de l'association des doctorants pendant un an, ce qui m'a amenée à participer et retranscrire les réunions et les prises de décisions. J'ai également été représentante des doctorants au conseil de laboratoire pendant une année. En plus de porter la voix des doctorants aux réunions, j'ai été impliquée dans les discussions sur un problème particulier lié à une doctorante.

## Qualités personnelles

Les personnes avec qui je travaille disent de moi que, dans un premier temps, **j'observe** beaucoup mon entourage et je ne fais pas partie des personnes très démonstratives. En revanche, ensuite, je m'intègre facilement et je ressens une **appartenance** à l'équipe et **j'échange** beaucoup avec mes collègues. Je sais également **m'adapter** avec souplesse et je suis capable de **prendre du recul** sur les relations humaines et sur mon travail. Il ressort aussi également de mon projet de thèse et de mes expériences précédentes que lorsque j'évolue dans un **milieu stimulant**, je fais preuve de **créativité** et de **conception** pour mener à bien des projets. J'essaye également d'orienter ma réflexion et mes efforts pour trouver des solutions originales qui peuvent **faciliter** mon travail et celui des autres. En effet, j'aime mener de front toutes les expériences, les analyses et les missions, en même temps que le travail de réflexion et d'interprétation. Pour cela, j'ai révélé ma capacité à m'investir dans mon travail pour remplir mes objectifs dans un temps imparti, et faire face aux imprévus en les intégrant dans mon planning.

## Construction d'un réseau professionnel personnel

Au cours de ce projet de thèse, j'ai entretenu des collaborations qui avaient été établies par mes encadrants. J'ai aussi maintenu des relations avec des anciens collègues. Toutes ces collaborations peuvent intervenir dans ma future vie professionnelle. Certains partenaires sont des contacts privilégiés pour éventuellement devenir des employeurs potentiels (Paris, Ifremer Brest).

## Compétences transférables

Dans cette partie, je regroupe mes compétences qui sont transférables en dehors de mon domaine selon leur spécificité.

- ★ **Compétences générales** : gestion de projet, organisation des tâches, rédaction de rapports, analyse et traitement de données, synthèse des données et connaissances, analyses statistiques, organisation d'équipe, encadrement.
- ★ **Compétences scientifiques spécifiques** : préparation d'échantillons pour analyse, prélèvements en mer, analyses biochimiques,
- ★ **Compétences très spécifiques** : extraction d'acides gras, analyses isotopiques, dissection de bivalves.



## Résultats, impacts de la thèse

### Bilan global

Au niveau de l'équipe et du laboratoire, le travail apporté par cette thèse a permis de confirmer l'utilisation des bivalves dans l'axe d'étude sur les environnements côtiers. L'originalité de la zone d'étude et des méthodes utilisées a élargi le plan de recherche et a soulevé des nouvelles problématiques. Ce projet a renforcé les collaborations avec les partenaires de Arcachon et Rennes, mais a aussi initié une relation avec le MNHN à Paris.

Mon projet de thèse a permis l'acquisition de données et de connaissances concernant les bivalves et leurs relations avec leur environnement. Ces connaissances forment une approche descriptive des systèmes étudiés et soulèvent également des questions importantes pour les projets futurs qui utilisent les bivalves. Par ailleurs, les missions en mer ont permis l'acquisition de données et surtout d'échantillons pour de prochaines analyses et de nouvelles problématiques.

### Bilan personnel

Grâce à mon travail de thèse, j'ai pu **révéler et consolider mon savoir-faire en terme de gestion de projet**. Cette étude devait répondre à des problématiques scientifiques en utilisant un certain nombre de techniques. Il m'a donc fallu développer une **approche intégrative** pour **ordonner** ces différentes techniques, **confronter** les résultats obtenus et **fusionner** les interprétations.

Globalement, ces trois années de thèse m'ont appris **persévérer** face aux imprévus tels que des indisponibilités de personne ou du travail supplémentaire et urgent. J'ai appris à **dépasser mes limites** de confort de travail pour mener à bien mon projet, tout en imaginant des solutions pour **faciliter** le travail de tous. J'ai également réalisé que avant cette thèse, je m'obligeais déjà à **lister** les tâches à accomplir et à m'imposer des **dates limites**, mais grâce à ce projet, je me suis rendue compte que cela m'était vraiment nécessaire pour terminer mon travail.

Enfin, j'ai confirmé le fait que je suis une personne assez **autonome** lorsque je travaille, mais que j'ai besoin d'établir de fortes **relations avec mes collègues**. D'un point de

vue technique, j'ai été recrutée sur ce projet parce que j'avais déjà une **maîtrise** des méthodes d'extraction chimique (isotopes, acides gras) mais il m'a fallu **adapter les protocoles** au matériel mis à disposition dans mon laboratoire.

En revanche, j'ai acquis des compétences en **histologie** (conservation des tissus, préparation et coloration des lames), en **dissection** des bivalves et en **chromatographie gazeuse** (pour l'analyse des isotopes stables).

### Identification de pistes professionnelles

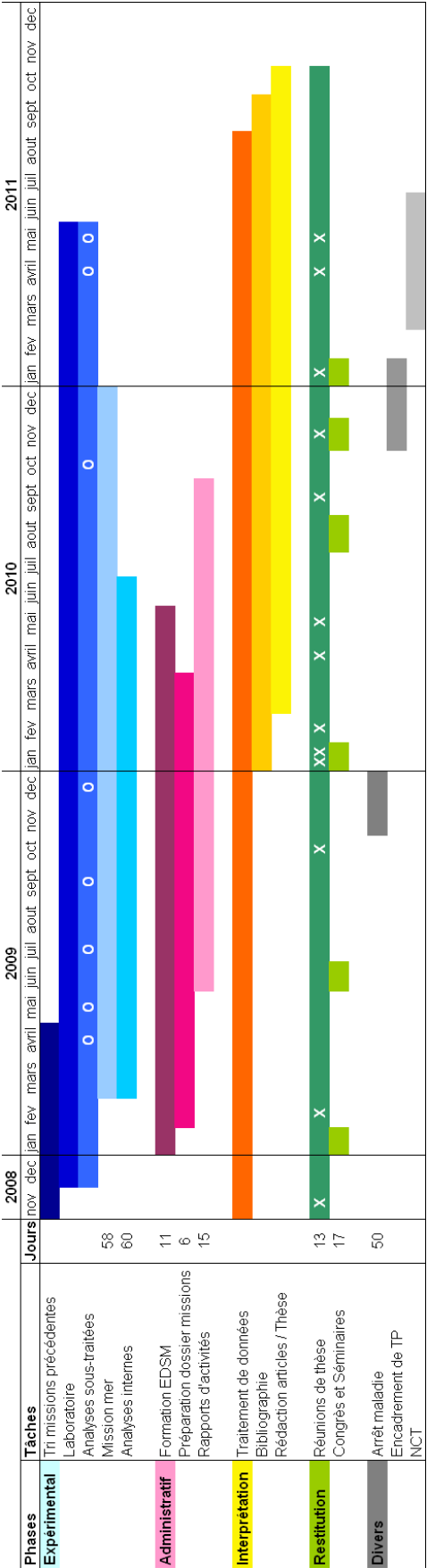
Les compétences que j'ai acquises en menant à bien mon projet de thèse viennent compléter celles de mes précédentes expériences et me permettent d'envisager des pistes professionnelles en dehors du domaine marin.

- ★ Plateforme de services analytiques : utilisation d'appareils de mesures/ pesées, avec un apport de mes connaissances sur différents types d'échantillons.
- ★ Entreprise de cosmétique marine : extraction des composés, formulation, recherche et développement.
- ★ Bureau d'étude environnement : ingénieur en chimie marine

## Annexes

## Coût détaillé de la thèse

ESTIMATION DU COUT CONSOLIDE DE LA THESE							
Montants en euros TTC							
	Nature de la dépense	Détails *		Coûts totaux (euros TTC)			
				Nombre d'unités	Coût unitaire moyen	Quote-part utilisation	Total (euros)
1	Ressources Humaines						
1.1	Doctorant	1650	495	36	2145	1	77 220
1.2	Encadrant 1	3 344,8	1 003,4	31	4348,24	0,01	1 348
1.3	Prime Encadrement						
1.4	Encadrant 2	3 398,6	1019,6	31	4418,18	0,07	9 587
1.5	Prime Encadrement						
1.4	Encadrant 3	2091,4	627,4	21	2718,9	0,04	2 284
1.5	Prime Encadrement						
1.6	Autre personnel (hors sous-traitance)						
1.7	Sous-traitance	Sinlab analyses			9740	0,8	7 792
		Sinlab analyses			9740	0,2	1 948
		Traduction article					400
	Sous-total Ressources Humaines						100 579
2	Consommables						
2.1	Fournitures expérimentales						1 435
2.2	Fournitures de bureau						
2.3	Autres achats						
	Sous-total Consommables						1 435
3	Infrastructures						
3.1	Entretien, gardiennage, secrétariat	Doctorant	77220			0,8	61 776
		Encadrant 1 YMP	1348,0			0,8	1 078
		Encadrant 2 JG	9587,5			0,8	7 670
		Encadrant 3 AL	2283,8			0,8	1 827
3.2	Loyers des locaux	Loyer brut	Charges locatives				
3.3	Electricité, eau, chauffage, ... (si non inclus dans les charges locatives)						
3.4	Autres						
	Sous-total Infrastructures						72 351
4	Matériel (amortissements)						
4.1	Matériel d'expérimentation (dont les ordinateurs et logiciels)	Taux d'amortissement					
4.2	Ordinateur de bureau	Taux d'amortissement					
4.3	Logiciels de bureau	Taux d'amortissement					
4.4	Autre	Taux d'amortissement	drague à coquille	2	4000	1,25	10 000
	Sous-total Matériel						10 000
5	Déplacements						
5.1	Missions en France	arcachon	train + divers				2 277
5.2	Missions à l'étranger	Transport	Hébergement + autres frais				
5.3	Congrès en France	toulouse	hotel + avion				794
5.4	Congrès à l'étranger	alaska	forfait + avion	1	1509,1	0,5	755
5.4	Congrès à l'étranger	alaska	forfait + avion	1	1509,1	0,4	604
5.4	Congrès à l'étranger	alaska	forfait + avion	1	1509,1	0,1	151
5.5	Missions en mer	Bateau 1	ticket modérateur/jour	27	282	0,88	6 700
5.5	Missions en mer	Bateau 2	ticket modérateur/jour	35	279	1	9 765
	Sous-total Déplacements						21 045
6	Formation						
6.1	Formations	nct		1	1500	1	1 500
6.2	Formations	poster		40	6	0,1	24
6.3	Formations	latex		40	4	0,2	32
6.4	Formations	sig		40	12	0,1	48
6.5	Formations	fbs		6	900	0,07	378
6.2	Autres frais (Inscription à l'Université, Sécurité Sociale étudiante, etc.)			3	370	1	1 110
	Sous-total Formation						3 092
7	Documentation et communication						
7.1	Affranchissements, Internet, téléphone						
7.2	Publicité, communication, impressions	Poster Edition	Sous-traitance agence				50
7.3	Documentation (périodiques, livres, bases de données, bibliothèque, etc.)						
7.4	Autres						
	Sous-total Documentation et						50
8	Charges financières (intérêts des emprunts)						
	Sous-total Charges financières						
9	Charges exceptionnelles						
	Sous-total Charges exceptionnelles						
10	TOTAL						208 553



Les ronds dans "Analyses sous-traitées" indiquent la réception d'un lot de données analytiques.  
Les croix dans "Réunions de thèse" représentent les dates effectives de réunions les plus importantes.

